R. 3835

Revue Trimestrielle
Tome 26 – Fascicule 1
Mars 1995

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

13 OCT. 1995

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

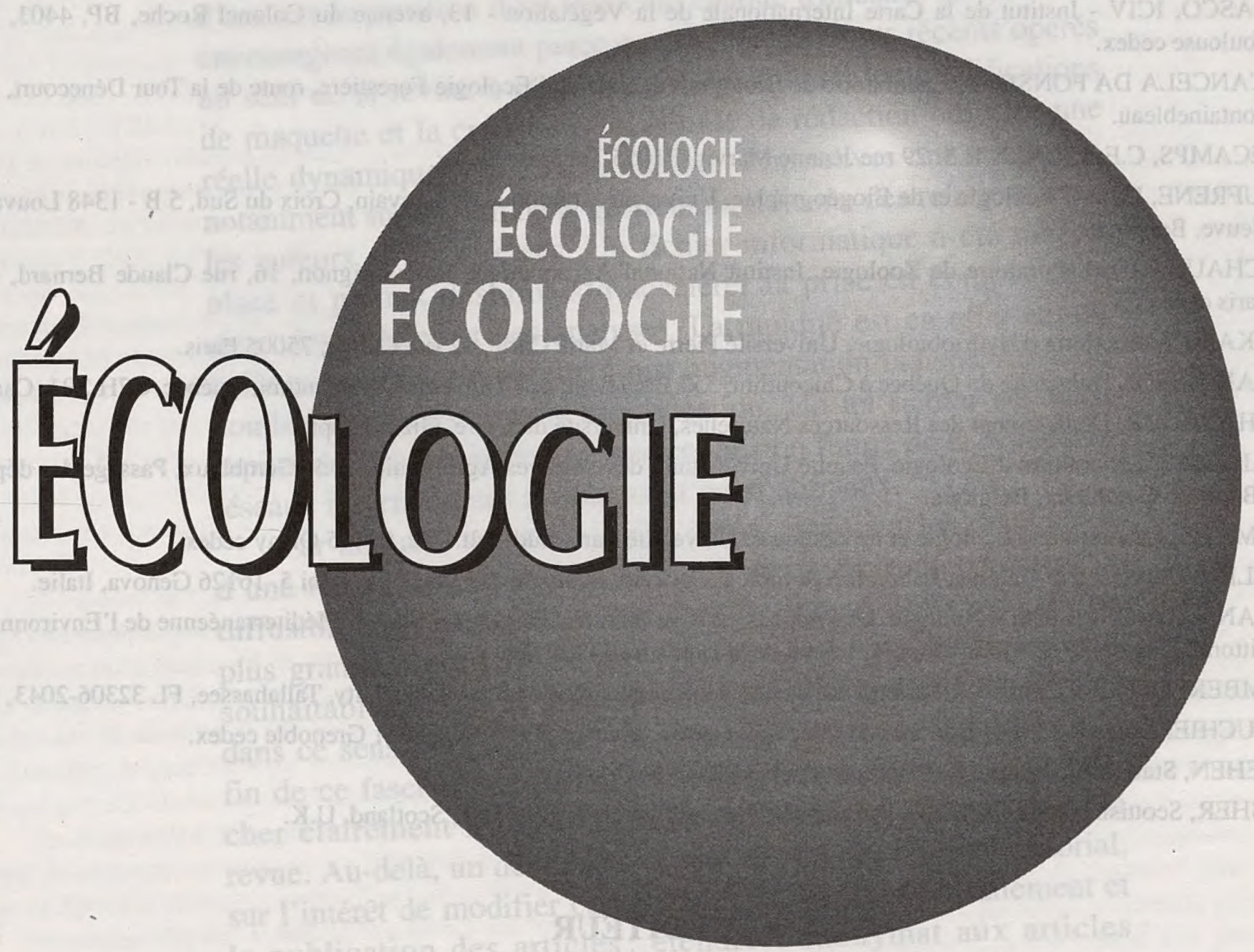
ISSN 1259-5314

Source : MNHN

Source : MNHN

R 3835

Revue Trimestrielle
Tome 26 – Fascicule 1
Mars 1995



SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041568 6
Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Ecotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Egypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Ecologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, URA-CNRS 698, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

ÉDITORIAL

Le bilan de 1994 est encourageant pour *Ecologie*. D'abord parce que le rythme de parution trimestriel du tome 25 a été tenu, grâce en partie aux referees (voir page suivante) qui ont respecté dans leur grande majorité un délai court, puisque 80% d'entre eux ont mis moins de deux mois pour faire parvenir leur analyse. L'objectif est maintenant de respecter le calendrier et d'assurer la parution d'un fascicule chaque trimestre. Le bilan est encourageant également parce que les changements récents opérés au sein de la revue, à savoir le nouvel intitulé, les modifications de maquette et la création d'un comité de rédaction ont créé une réelle dynamique. Un certain nombre d'initiatives ont été prises, notamment sur le plan de la gestion quotidienne des relations avec les auteurs et les referees. Un fichier informatique a été mis en place et permet désormais d'accélérer la prise en compte et le suivi des articles et des analyses. La rapidité est en effet essentielle pour espérer répondre à une augmentation indispensable du nombre d'articles soumis à publication. Un tel fichier est aussi capital dans la perspective d'une connexion future de la revue aux réseaux informatiques nationaux et internationaux.

Par ailleurs, une réflexion a été engagée sur les deux rôles d'une revue scientifique à comité de lecture : le jugement et la diffusion des résultats de la recherche. Ainsi, il ressort qu'une plus grande objectivité et une plus grande transparence seraient souhaitables. Certaines initiatives pourraient permettre d'aller dans ce sens. La première, très concrète, consiste à publier à la fin de ce fascicule le formulaire envoyé aux referees, pour afficher clairement les critères d'analyse pris en compte dans la revue. Au-delà, un débat va s'ouvrir au sein du Comité Éditorial, sur l'intérêt de modifier certaines modalités dans le traitement et la publication des articles : étendre l'anonymat aux articles envoyés aux referees, ce que certaines revues pratiquent ; associer les referees aux articles publiés ; ajouter dans la publication un point de vue critique, celui des referees ou de la rédaction, faisant ressortir par exemple les nouveautés apportées par un article ou ses qualités majeures.

En menant ainsi de front deux démarches, l'une pratique et l'autre prospective, *Ecologie* veut, dans un esprit constructif, servir toujours plus et mieux la discipline et la communauté.

Laurent PALKA et Patrick BLANDIN

Source : MNHN

Écologie remercie les Collègues qui ont bien voulu expertiser les articles soumis à la revue en 1994

P. ACOT (Saint-Aubin-lès-Elbeuf), C. AMIARD (Faculté de Pharmacie, Nantes), F. ATHIAS-BINCHE (Laboratoire Arago, Banyuls), C. AVRIL (Faculté des Sciences agronomiques, Gembloux, Belgique), G. BELLAN (Station marine d'Endoume, Marseille), B. BERTHET (Institut de Recherche Fondamentale et Appliquée, Laboratoire d'Ecologie Animale, Angers), G. BERTRU (Université de Rennes I, Laboratoire d'Hydrobiologie, Rennes), F. BLASCO (Université Toulouse III, Institut de la Carte Internationale de la Végétation, Toulouse), P. BOET (CEMAGREF, Paris), G. BONIN (Université de Provence, Centre St Jérôme, Marseille), J-P. CANCELA DA FONSECA (Laboratoire de Biologie Végétale, Fontainebleau), G. CHAUVIN (Laboratoire d'Entomologie Fondamentale et Appliquée, Rennes), J.L. CLEMENT (CNRS, Laboratoire Communication Chimique, Marseille), R. DAJOZ (MNHN, Laboratoire d'Ecologie Générale, Brunoy), J-F. DAVID (CNRS, Laboratoire d'Ecologie Générale, Brunoy), P. DEJOURS (CNRS, Centre d'Ecologie et de Physiologie énergétiques, Strasbourg), C. EMIG (Station marine d'Endoume, Marseille), E. FUSTEC (Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Géologie appliquée, Paris), J-C. GERMON (INRA, Laboratoire de Microbiologie des Sols, Dijon), A. HLADIK (CNRS, Laboratoire d'Ecologie Générale, Brunoy), A. LACOSTE (Université Paris XI, Laboratoire de Biologie végétale, Orsay), M. LAMOTTE (Paris), J-C. LEFEUVRE (Université de Rennes, Laboratoire Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, Rennes), E. LE FLOCH (CEFE/CNRS, Montpellier), G. LEMEE (Fresnes), J. LEPART (CEFE/ CNRS, Montpellier), C. LEYVAL (CNRS, Vandœuvre-les-Nancy), R. LOISEL (Université de Provence, Centre St-Jérôme, Laboratoire de Botanique, Marseille), J-P. LUMARET (Université Paul Valéry, Laboratoire de Zoogéographie, Montpellier), G. PAUTOU (Laboratoire de Biologie Alpine, Saint-Martin-d'Hères), N. POINSOT-BALAGUER (Université de Provence, Centre St-Jérôme, Marseille), J-F. PONGE (MNHN, Laboratoire d'Ecologie Générale, Brunoy), J-C. RAMEAU (ENGREF, Nancy), M. RAPP (CEFE/CNRS, Montpellier), J.B. REID (Scottish Natural Heritage, Edimbourg, Ecosse), B. RIERA (CNRS, Laboratoire d'Ecologie Générale, Brunoy), R. SCHNELL (Université Paris VII, Laboratoire de Botanique Tropicale, Paris), A. THIERRY (Université d'Avignon, Laboratoire de Biologie animale, Avignon), O. THOMAS (Laboratoire de chimie de l'Environnement, Marseille), J.D. THOMPSON (CEFE/CNRS, Montpellier), L. TRABAUD (CEFE/CNRS, Montpellier), M. TREMOLIERE (Faculté de Pharmacie, Laboratoire de Botanique et d'Ecologie végétale, Strasbourg), M. USHER (Scottish Natural Heritage, Edimbourg, Ecosse), J-C. VALETTE (INRA, Station de Sylviculture Méditerranéenne, Avignon) et P. VERNON (Station Biologique de Paimpont, Plelan-le-Grand).

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (1) 1995 : 5-7

L'ÉCOLOGIE A CENT ANS : HOMMAGE A EUGENIUS WARMING

Pascal ACOT

C.N.R.S. - URA « Histoire des Sciences et des Techniques »
13 rue du Four, 75006 Paris (France)

En 1895, paraissait à Copenhague le *Plantesamfund* (« Communautés végétales ») d'Eugenius WARMING (1841-1924). L'ouvrage était sous-titré : *Grundträk af den Ökologiske Plantegeografi* (« Fondements de la géobotanique écologique »)[1]. Les historiens de l'écologie et les écologues considèrent qu'il marque la naissance de l'écologie scientifique en tant que branche nouvelle de la biologie.

Cet accord ne doit cependant pas masquer le problème épistémologique que soulève une telle assertion : celui de la rupture et de la continuité en histoire, notamment en histoire des sciences. Une discipline scientifique ne surgit jamais du néant et, en ce sens, n'est jamais strictement nouvelle. Cependant, le processus par lequel elle est différenciée de ce qui précède est bien celui d'une rupture.

La biographie d'Eugenius WARMING, si on l'inscrit dans le contexte scientifique de l'époque, permet d'éclairer ce dilemme classique, voire d'en réconcilier les termes.

Johannes Eugenius Bülow WARMING est né le 3 novembre 1841 dans l'île frisonne de Mandø au Danemark. Son père était un pasteur luthérien. Son enfance se déroula dans des paysages de marais et de dunes, formations sur lesquelles il écrivit deux volumes en 1905 et 1909[2]. Ces formes topographiques étant très instables, les adaptations y sont plus rapides donc plus aisément décelables qu'ailleurs. Il est possible que cette circonstance ait joué un rôle dans l'intérêt ultérieur que manifesta le botaniste danois pour les relations entre les communautés végétales et leur environnement. On sait que ce fut le cas pour Henry Chandler COWLES (1869-1939) qui effectua aux Etats-Unis des recherches pionnières sur les successions végétales dans les dunes du lac Michigan au cours des années 1898[3].

Alors qu'il est encore étudiant, WARMING devient le secrétaire du zoologiste danois P. W. LUND qui recherche des paresseux arboricoles fossiles à Lagoa Santa, dans l'Etat de Minas Gerais, au Brésil. Il y séjourne entre 1863 et 1866 et entreprend l'élaboration d'une très importante flore du Brésil central[4] dans laquelle il n'omet pas de traiter des communautés végétales, abordées sur des bases physionomiques. Il approfondira d'ailleurs ce regard sur la végétation dans une monographie tirée de l'ouvrage dont il vient d'être question et publié en 1892[5]. Précédée d'un résumé en français, cette étude faisait une part importante aux causes de la répartition géographique des végétations.

Ce point est important pour la compréhension de l'itinéraire scientifique de WARMING car à partir des années 1860 la distinction entre flore et végétation est plus que jamais soulignée dans les travaux de géobotanique. Emancipées des préoccupations taxinomiques traditionnelles, les recherches en ce domaine sont graduellement focalisées sur les paysages végétaux, puisqu'ils expriment manifestement des réponses aux pressions des différents milieux. La réalité complexe que recouvrait le concept de « communauté végétale » (*pflanzenverein*) devint donc très tôt - vraisemblablement au cours de sa formation doctorale - l'un des pôles d'intérêt de WARMING. Cette idée n'était cependant pas entièrement nouvelle. Ses racines plongent au moins jusqu'à la définition, en 1838, de la « formation végétale » par le botaniste de Göttingen A. H. R. GRISEBACH (1813-1879) : « Je nommerais *formation phytogéographique* un groupe de plantes présentant un caractère physionomique défini, comme une prairie, une forêt, *etc.* »[6]

Toutefois, cette importance accordée aux physionomies végétales et ce qu'elles pouvaient enseigner sur les

Source : MNHN

adaptations, c'est-à-dire la manière dont les modes de vie marquent les formes et les structures, conduisaient à se pencher dans le même temps sur les « formes de croissance » : l'étude de l'état des plantes adaptées représente le second grand pôle d'intérêt du botaniste danois puisque les formes de croissance (*lebensformen*) expriment des adaptations morpho-fonctionnelles aux conditions qui définissent les « milieux ».

A son retour du Brésil, WARMING séjourne un an à Munich et étudie notamment sous la direction du cytologiste Carl NÄGELI. En 1871, il se perfectionne encore dans les techniques microscopiques avec J. L. von HANSTEIN à Bonn, soutient sa thèse de doctorat et devient *docent* à l'Université de Copenhague, poste qu'il occupe jusqu'en 1882. Le microscope était nécessaire pour les recherches qu'il effectuait alors sur la croissance des végétaux, mais on conçoit le rôle fondamental que put jouer la microscopie dans l'étude fine des formes de croissance et des processus dont elles étaient l'aboutissement.

En 1882, WARMING est nommé professeur de botanique à l'Université de Stockholm, récemment créée. Quatre ans plus tard, il revient définitivement à Copenhague comme professeur et directeur du jardin botanique. Jusqu'en 1890, il effectue plusieurs voyages, au Groënland et dans l'extrême nord de l'Europe, notamment. Le fait qu'il ait rencontré au cours de ses recherches des conditions environnementales aussi contrastées que celles du Brésil, de l'Europe tempérée et du Groënland n'est évidemment pas sans rapport avec la maturation de sa pensée. On peut d'ailleurs considérer que son système conceptuel - qui structure les rapports entre communautés végétales, formes de croissance et facteurs de l'environnement - est constitué dès 1890 puisque WARMING le fait alors connaître sous forme de conférences.

Comme beaucoup de ses prédécesseurs ou collègues[7], le botaniste danois s'intéresse à la classification des groupements végétaux, négligée par la taxinomie classique. Et, en biogéographe, se penche sur les causes de leur répartition, c'est-à-dire sur leurs adaptations aux variations des conditions qui définissent les milieux.

La grande innovation par rapport aux travaux précédents est qu'il considère plusieurs niveaux d'intégration. Partant des associations végétales, il considère les « groupes d'associations » (*vereinklassen*). Il s'agit d'associations « (...) soumises aux mêmes conditions générales de milieu (...) L'association du Pin sylvestre, celle du Pin maritime, celle du Pin cembro, du Sapin, de l'Epicea, *etc.*, formeraient un groupe d'associations d'arbres résineux à feuilles persistantes. »[8]

Cette logique - c'est aussi celle d'une classification par ensembles de « formes de croissance » - conduit à d'ultimes regroupements car le nombre des groupes d'associations est très grand. WARMING opère ces regroupements sur la base du facteur humidité - tenu pour central car il est la résultante de nombreux autres (température, insolation, caractéristiques physiques et profils des sols, *etc.*) ; d'où la construction des concepts de communautés d'hydrophytes (*hydrophytenvereine*), de xérophytes (*xerophytenvereine*), de mésophytes (*mesophytenvereine*)[9] et d'halophytes (*halophytenvereine*)[10]. En 1900, lors du I^e^ Congrès international de botanique, Charles FLAHAULT (1852-1935) proposera de nommer ces communautés : « séries écologiques de groupes d'associations »[11] et ajoutera la proposition suivante : « (...) les séries de groupes d'associations *hydrophiles, xérophiles, halophiles, mésophiles* (...) *seraient désignés simplement par les substantifs correspondants* : Hydrophytes, xérophytes, halophytes, mésophytes. »[12]

Ce point de sémantique est fondamental : l'utilisation substantive (et non plus adjective) des concepts qui viennent d'être évoqués marque un bouleversement radical des conceptions antérieures. L'objet de la « phytogéographie écologique » n'est plus l'étude de groupements de plantes simplement caractérisés par des modes de vie - à côté d'autres déterminations comme la composition taxinomique des plantes qui les composent - mais l'étude d'entités végétales indissociables de leurs modes de vie, lesquels sont désormais tenus pour « essentiels » au sens ontologique du terme.

L'ouvrage majeur de WARMING est bâti sur cette problématique. La première partie de *Plantesamfund* porte en effet sur les facteurs écologiques et leurs effets (en dix-huit chapitres). La seconde partie porte sur la « cohabitation » (parasitisme, hélotisme, mutualisme, épiphytes, lianes et commensalisme) et les communautés végétales. Les quatre parties suivantes traitent des quatre grandes séries écologiques de groupes d'associations dont il vient d'être question. La septième et dernière partie porte sur la lutte entre les communautés végétales[13].

Cette stratégie met son auteur à même de proposer des réponses aux problèmes qu'il pose au commencement de son livre et dans lesquels on reconnaît les interrogations qui constituent l'écologie végétale et la marquent en profondeur jusqu'à la seconde guerre mondiale. Leur modernité est encore saisissante aujourd'hui : « (...) pourquoi les espèces se rassemblent-elles pour former des communautés définies et pourquoi ont-elles des physionomies caractéristiques ? Cette interrogation nous conduit à poser la question de l'économie des plantes, de leurs exigences vis-à-vis de leurs milieux, des moyens qu'elles utilisent pour mettre à profit les circonstances extérieures, des adaptations de leurs structures externes et internes et de leurs physionomies (...) »[14].

En profonde continuité avec les travaux qui ont précédé son surgissement, la pensée d'Eugénius WARMING n'en fut pas moins fondatrice dans le sens plein du terme.

Source : MNHN

1 *Plantesamfund, Grundträk af den Ökologiske Plantegeografi,* Kjøbenhavn, P. G. PHILIPSEN, 1895, fut traduit en langue allemande dès l'année suivante sous le titre : *Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie, Eine Einführung in die Kenntniss der Pflanzenvereine*, trad. Emil Knoblauch, Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1896 ; 2e éd., 1902. En 1909, parut une édition anglaise augmentée intitulée *Oecology of Plants, An Introduction to the Study of Plant Communities*, traduction et édition par P. GROOM & I. B. BALFOUR, Oxford, Clarendon Press, 1909.

2 WARMING, E., *Dansk Planteväkst, I. Strandvegetation*, Kjøbenhavn, 1906 ; *II. Klitterne*, Kjøbenhavn, 1907-1909.

3 COWLES H. C., *The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake Michigan*, Chicago, The University Press, 1899.

4 WARMING, E., Symbolae ad floram Brasilae centralis cognoscendendae, *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhisrorisk Forening i Kjøbenhavn (1867-1893).*

5 WARMING, E., Lagoa Santa. Et bidrag til den biologiske plantegeografi, *K. Danske Vid. Selsk. Skrift.*, 6, R., VI, 1892 ; Lagoa Santa, étude de géographie botanique, *Revue Générale de Botanique*, V, 1893.

6 GRISEBACH A. R. H., Ueber den Einfluss des Climas auf die Begränzung des Natürlichen Floren, *Linnaea*, 12, 1838.

7 A. de HUMBOLDT (1769-1859), J. F. SCHOUW (1789-1852), A. H. R. GRISEBACH (1813-1879), A.-P. de CANDOLLE (1778-1841), A. de CANDOLLE (1806-1893), notamment. *Cf.* P. ACOT, *Histoire de l'écologie*, Paris, PUF, 1988 ; J.-M. DROUIN, *L'écologie et son histoire*, Paris, Flammarion, Coll. « Champs », 1993 ; J.-P. DELÉAGE, *Histoire de l'écologie, une science de l'homme et de la nature*, Paris, Editions La Découverte, 1991.

8 FLAHAULT, C., Projet de nomenclature phytogéographique, *Actes du Ier Congrès international de botanique*, Paris, 1900, p. 443.

9 Intermédiaires entre les précédents.

10 Il s'agit de groupements qui se plaisent sur terrains salins. Le botaniste strasbourgeois Andreas Franz Wilhelm SCHIMPER (1856-1901) montrera ultérieurement que les sols salins sont physiologiquement secs pour les halophytes, qui doivent donc être classés aux côtés des xérophytes (cf. A. F. W. Schimper, *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*, Jena, G. Fischer, 1898 ; trad. anglaise par W. R. FISHER : *Plant geography upon a physiological basis*, Oxford, Clarendon Press, 1903).

11 FLAHAULT, C., *Projet de nomenclature phytogéographique*, *op. cit.*, p. 444.

12 *Ibid.*

13 Le dernier chapitre de cette septième partie traite de l'origine des espèces et contient une profession de foi lamarckienne. C'est classique à l'époque - les pré-écologues et les écologues étant, sauf de rares exceptions, partisans du point de vue lamarckien de l'hérédité de l'acquis. Ce fut notamment le cas de Gaston BONNIER (1853-1922), de H. C. COWLES (1869-1939) et de Frederic Edward CLEMENTS (1874-1945). Notons également que l'on trouve dans cette courte partie la première compilation des rares principes généraux du développement de la végétation connus à l'époque. C'est à partir de ce que cette synthèse rendit possible que les américains se lancèrent dans l'étude des successions végétales.

14 « (...) Weshalb schließen sich die Arten zu bestimmten Gesellshaften zusammen und weshalb haben diese die Physiognomie, die sie besitzen ? Dadurch kommen wir zu den Fragen nach der Haustaltung der Pflanzen, nach ihren Anforderungen an die Lebensbedingungen, zu den Fragen, wie sie die äußeren Bedingungen ausnutzen und wie sie in ihrem äußeren und ihrem inneren Bau und ihrer Physiognomie an sie angepasst sind (...)», E. WARMING, *Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie, op. cit.*, p. 3.

Source : MNHN

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (1) 1995 : 9-16

LE BIOTOPE DES ECTOPARASITES BRANCHIAUX : DÉFINITION DE L'ESPACE COLONISÉ ET DES UNITÉS D'ÉCHANTILLONNAGE*

Patrick SILAN et Eve LE POMMELET

URA CNRS 698 « Biologie des Populations d'Helminthes parasites », Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université Montpellier II, 1 Quai de la Daurade - 34200 Sète - France

SUMMARY
(review paper)

THE BIOTOPE OF GILL ECTOPARASITES : DEFINITION OF THE SETTLED SPACE AND OF THE SAMPLING UNITS

The gills of most fish species represent a particular biotope for many ectoparasites. Whether they are taxonomically related or not, the species forming parasite communities have to share the resources of these biotopes, in particular the space. For the last thirty years or so, the study of their respective gill distribution and the analysis of its causes have been important fields of parasitological ecology. However, the methods used to study these problems (definition of the settled space, parasite location and data representations...) are numerous. They are often imprecise and are not reproducible. They do not allow a rigorous comparison of homologous guilds or communities. In this paper, the most usual sampling method is formalized.

KEY WORDS : Teleostei - Ectoparasites - Gill biotope - Community - Sampling.

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

Les branchies de la plupart des espèces de poissons représentent un biotope particulier pour de nombreux ectoparasites. Que ces organismes aient ou non des affinités taxinomiques, les peuplements parasitaires ainsi constitués doivent se partager les différentes ressources, et notamment l'espace. L'étude de leur répartition branchiale respective, et de leur déterminisme, est un champ important de l'écologie parasitaire depuis une trentaine d'années. Cependant, les méthodes d'approche (définition de l'espace colonisé, localisation des parasites et modes de représentation...) sont nombreuses, le plus souvent imprécises et non reproductibles. Elles ne permettent généralement pas une approche comparée de guildes ou de peuplements homologues. La formalisation de la méthode d'échantillonnage la plus couramment utilisée est proposée.

MOTS CLÉS : Téléostéens - Ectoparasites - Biotope branchial - Communauté - Échantillonnage.

INTRODUCTION

L'analyse de la structure des communautés de parasites doit nécessairement s'accompagner d'une définition correcte et précise des structures spatiales au niveau desquelles est envisagée l'étude. En écologie parasitaire, il est désormais admis (ESCH *et al.*, 1990) qu'une infrapopulation est définie comme l'ensemble des individus d'une espèce donnée de parasite présent sur ou dans un individu-hôte (ESCH *et al.*, 1975). Par extension, une infracommunauté parasitaire (BUSH & HOLMES, 1986, HOLMES & PRICE, 1986 ; ESCH *et al.*, 1990) correspond à l'ensemble des infrapopulations dans un individu-hôte. Le biotope élémentaire abritant cette infracommunauté constitue un premier niveau de ressource (SILAN *et al.*, 1987). Les deux niveaux hiérarchiques supérieurs sont la population et la communauté (« Component community » des auteurs anglo-saxons). La population (ou métapopulation pour certains auteurs) représente toutes les infrapopulations présentes dans une espèce-hôte et un écosystème

* Manuscrit reçu le 14 octobre 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 3 juillet 1995

Source : MNHN

donnés (RIGGS & ESCH, 1987). La communauté (ou métacommunauté) traduit l'ensemble des infracommunautés dans une population d'hôtes (HOLMES & PRICE, 1986). Enfin, les deux niveaux d'organisation suivants sont la suprapopulation et la supracommunauté (« Compound community »). La suprapopulation représente tous les individus d'une espèce-parasite dans un écosystème, en considérant tous les compartiments de son cycle biologique (un ou plusieurs hôtes successifs pouvant abriter des espèces différentes). La supracommunauté correspond à l'ensemble des communautés parasitaires, en considérant également les différents compartiments des cycles parasitaires concernés. De l'individu à l'espèce-hôte, ces différents niveaux de perception engendrent des problématiques et des méthodologies spécifiques.

Que l'on s'intéresse au partage de l'espace entre plusieurs mésoparasites (Trématodes, Nématodes...) dans un tube digestif (METTRICK & DUNKEY, 1969 ; CROMPTON, 1973 ; HOLMES, 1973 ; HOBBS, 1980 ; KENNEDY, 1985 ; STOCK & HOLMES, 1987, 1988 ; BATES & KENNEDY, 1990, 1991) ou entre ectoparasites (Monogènes, Copépodes...) de branchies de poissons (LLEWELLYN, 1956 ; YOUNG, 1968 ; EUZET & KTARI, 1970 a et b ; SUYDAM, 1971 ; ARME & HALTON, 1972 ; WOOTTEN, 1974 ; LAMBERT & MAILLARD, 1975 ; LAMBERT & SANFILIPPO, 1977 ; RODHE, 1976 a et b, 1977 a, b et c, 1980, 1982 ; LEBEDEV, 1977 ; NOISY, 1978 ; SANFILIPPO, 1978 ; NOISY & MAILLARD, 1980 ; RAMASAMY *et al.*, 1985 ; SILAN & MAILLARD, 1989, RHODE *et al*, 1994), le problème méthodologique initial reste de délimiter des sous-ensembles, ou stations, dans ces biotopes. La station est alors, tout comme pour les organismes libres (BLONDEL, 1979), la plus petite unité de territoire élémentaire où, à l'échelle du phénomène étudié, se trouve réunie au moins une fraction des espèces de la communauté. Si l'on souhaite analyser la manière dont les infrapopulations parasitaires occupent leur biotope élémentaire, et identifier les tendances à l'échelle des populations, il est alors indispensable de définir précisément ces stations d'échantillonnage et leurs limites. Dans le cas des biotopes branchiaux, seul cas que nous considérerons ici, le problème n'a pas reçu à ce jour de réponse formelle. Nous proposons donc de définir ce que peut être cette unité d'échantillonnage, afin de la rendre reproductible d'une espèce-hôte à une autre, ou d'un individu-hôte à un autre. Nous discuterons ensuite des conséquences d'une telle approche en biologie des peuplements parasitaires.

LE PARTAGE DE L'ESPACE POUR DES ECTOPARASITES BRANCHIAUX : PRINCIPES GÉNÉRAUX

Les branchies d'un poisson téléostéen sont composées de deux séries symétriques de quatre arcs branchiaux

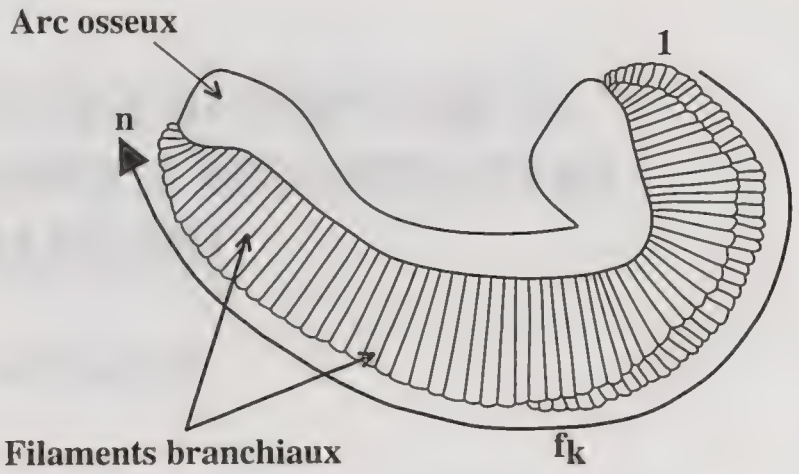


FIG. 1.– Holobranchie d'un Cichlidae africain, *Hemichromis fasciatus*, montrant les filaments ou lamelles branchiales primaires. fk : k^{ième} filament branchial ; n : nombre de filaments branchiaux.

Illustration of an african Cichlidae gill hemibranch, Hemichromis fasciatus, *showing the gill filaments or primary lamellae. fk : kth gill filament ; n : number of gill filaments.*

(HUGHES & MORGAN, 1973). Chacun de ces arcs est formé de deux hémibranchies, une antérieure et l'autre postérieure par rapport à l'axe longitudinal de ce vertébré. Chaque hémibranchie est constituée d'un certain nombre de filaments ou lamelles primaires. Le nombre de ces filaments varie, ainsi que la surface branchiale colonisable par des ectoparasites ; ces variations entraînent une forte hétérogénéité des biotopes colonisés (ROUBAL, 1987 ; SILAN *et al.*, 1987 ; LAMBERT, 1990). Les lamelles branchiales primaires ou filaments branchiaux représentent les supports réels sur lesquels sont fixés les ectoparasites (FIG. 1).

Ces organismes sont hématophages, brouteurs de cellules épithéliales ou consommateurs de mucus. Les dizaines ou centaines de filaments présents sur les quatre arcs unilatéraux d'un poisson sont sensiblement tous équivalents quant à la nature des ressources alimentaires qu'ils offrent. En revanche, ces filaments subissent des contraintes environnementales, notamment hydrodynamiques, assez différentes selon leur position dans les branchies (PALING, 1968). Il en va donc de même pour les parasites qui s'y installent.

Afin d'étudier les éventuels préférendums spatiaux des espèces à l'échelle des biotopes, différents parasitologues ont utilisé, à l'instar des phyto-sociologues (GREIG-SMITH, 1952), le principe de la grille de quadrats contigus. L'espace branchial est ainsi découpé virtuellement en placettes contiguës, chacune d'elles faisant l'objet d'un examen exhaustif. Le découpage de l'espace ainsi réalisé permet un repérage des parasites beaucoup plus rapide que leur localisation exacte sur les filaments, souvent très nombreux. Le problème apparaît dans la littérature dès lors qu'il s'agit de définir formellement ce que sont ces

Source : MNHN

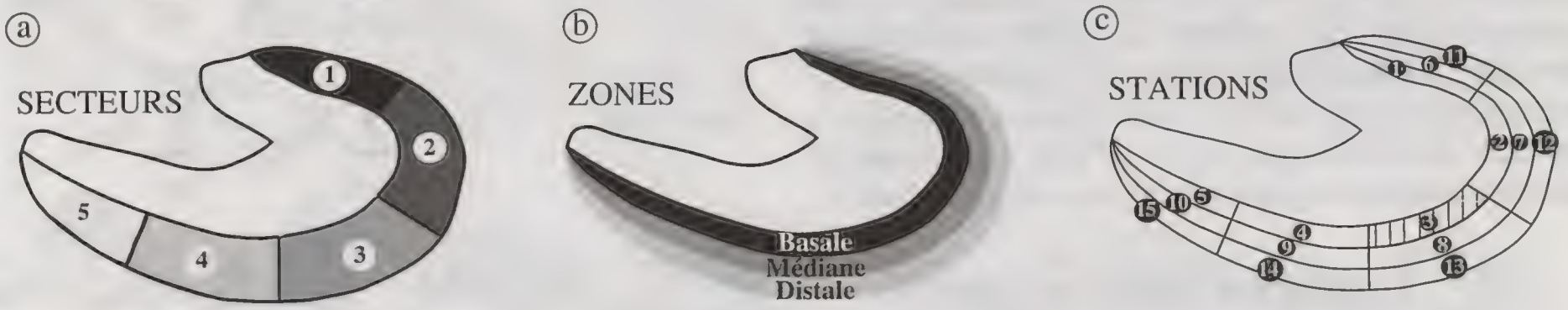


FIG. 2.– Délimitation des secteurs (a), des zones (b) et des stations (c) dans une hémibranchie de Bar, *Dicentrarchus labrax.*
Delimitation of the sectors (a), zones (b) and stations (c) in a sea bass gill hemibranch (Dicentrarchus labrax).

quadrats de référence. Les arcs, les hémibranchies et les filaments sont les seules structures aux limites intrinsèques. Plusieurs auteurs se sont intéressés aux gradients de répartition des espèces parasites dans cet espace des arcs (LLEWELLYN, 1956 ; SMITH, 1969 ; ADAMS, 1986 ; KOSKIVAARA *et al.*, 1992) et des hémibranchies (SUYDAM, 1971 ; WOOTTEN, 1974). ROHDE (1977c, 1993) a même proposé les termes de « transverse partitioning » afin de traduire la préférence de quelques espèces pour certains arcs branchiaux, et de « lateral partitioning » afin de marquer celle pour les hémibranchies antérieures (externes) ou postérieures (internes).

Des processus se déroulent néanmoins à un niveau de perception plus fin que celui de l'hémibranchie. Les parasitologues ont donc introduit les notions de « secteur » et de « zone », définies cette fois de manière extrinsèque (FIG. 2a et 2b).

La définition des secteurs (NOISY, 1978 ; HANEK & FERNANDO, 1978) et des zones (WOOTTEN, 1974 ; LAMBERT & MAILLARD, 1974 ; SANFILIPPO, 1978) s'est toujours appuyée sur une représentation purement graphique des branchies (RAMASAMY *et al.*, 1985). Cette représentation consiste, à partir d'une projection sur un plan de la surface latérale des hémibranchies, à définir schématiquement des sous-espaces dont les aires sont en fait loin d'être subégales (FIG. 2a). Les secteurs, dont le nombre varie généralement de 3 à 5 selon les auteurs, doivent permettre de positionner les individus-parasites selon un gradient dorso-ventral, défini lui-même par rapport au corps de l'hôte (FIG. 2a). La notion de zone a été introduite pour pouvoir illustrer la position des parasites le long des lamelles primaires. La majorité des auteurs a proposé la délimitation de trois zones selon que l'on considère le bord interne (le plus près de l'arc et de ce fait encore appelé basal ou proximal) du filament, sa partie médiane, ou son bord externe ou distal (bord libre de l'hémibranchie) (FIG. 2b). Ainsi, la réunion des bords internes de tous les filaments d'une hémibranchie représente la zone interne ou basale ; la réunion des parties médianes correspond à la zone médiane ; enfin, la somme de tous les bords externes constitue la zone externe ou distale. Une telle définition rend caduque les schémas, assez fréquents dans la littérature, qui ne font pas apparaître une zone basale, médiane et distale sur l'ensemble des filaments d'une hémibranchie.

Enfin, les aires délimitées par l'intersection entre ces secteurs et ces zones finissent par représenter les quadrats contigus, mais à géométrie variable, auxquels nous avons fait allusion précédemment (FIG. 2c).

Certainement conscients des limites d'une méthode des quadrats ainsi définie, LLEWELLYN *et al.* (1980), WINCH (1983) puis JANOVY *et al.* (1991) ont préféré travailler avec ces unités parfaitement repérables que sont les filaments. Leur méthode est la première à définir quantitativement la position des parasites dans l'espace branchial ; elle utilise notamment la position des filaments les uns par rapport aux autres, mais exprimée en pourcentage. Le nombre de lamelles primaires variant avec la taille des poissons, la position du parasite est alors une position relative dans un espace de taille variable.

La méthode des quadrats contigus présente des avantages sur cette dernière : 1) elle permet d'appréhender les mécanismes de structuration spatiale (abondance et/ou présence simultanée d'espèces ou de stades différents) d'une manière multi-dimentionnelle ; 2) elle permet d'analyser à une échelle très locale le fonctionnement de guildes véritablement homologues (individus-hôtes semblables parasités par des infracommunautés de même composition). Pour les Monogènes parasitant les arcs gauches et droits d'un poisson, il existe même deux guildes indépendantes sur ces organes à symétrie bilatérale.

Source : MNHN

Leur existence permet d'analyser les variations de micro-répartition des différentes infrapopulations, et surtout d'identifier leur déterminisme dans des environnements changeants (SILAN, 1984). Le problème présente alors des similitudes avec celui posé par des guildes insulaires, au détail près que les guildes parasitaires peuvent être véritablement homologues, tant par leur composition que par la structure du milieu occupé. Pour ce faire, la méthode des placettes contiguës est très utile. Il reste à la formaliser.

LA STATION BRANCHIALE : SON ÉTENDUE ET SES LIMITES

Considérons le cas où quinze stations élémentaires (SILAN *et al.*, 1987) sont définies sur chaque hémibranchie. Ce cas est le plus répandu dans la littérature précitée car il représente souvent pour le parasitologue, certes de manière intuitive, l'échelle la plus informative. Les unités d'échantillonnage sont établies à partir des deux gradients déjà évoqués (FIG. 2a et 2b) :

– de l'arc branchial au bord libre des filaments, trois zones appelées basale, médiane et distale sont définies en fonction de la longueur des filaments.

– selon un gradient dorso-ventral, cinq secteurs numérotés de 1 à 5 et qui dépendent du nombre de filaments sont distingués.

La délimitation des zones et secteurs peut être formulée à partir des éléments suivants, soient :

– n le nombre de filaments d'une hémibranchie de surface S_H ;

– S_B, S_M, S_D les surfaces respectives des zones basales, médiane et distale ; et S_1, S_2, S_3, S_4, S_5 les surfaces respectives des secteurs 1, 2, 3, 4, 5 de cette hémibranchie ;

- $S_{B_{f_k}}$, $S_{M_{f_k}}$, $S_{D_{f_k}}$, les surfaces respectivement basale, médiane et distale du filament f_k de surface totale $S_{T_{f_k}}$, (k varie de 1 à n ; 1 correspond au filament le plus dorsal) (FIG. 1) ;

- Δ_{ij} la surface d'une station élémentaire avec i l'indice de zone (i varie de 1 (zone basale) à 3 (zone distale)) et j l'indice de secteur (j varie de 1 (secteur le plus dorsal) à 5 (secteur le plus ventral)).

DÉLIMITATION DES ZONES :

Zone basale : $$S_B = \sum_{k=1}^{n} S_{B_{f_k}} = \sum_{j=1}^{5} \Delta_{1j}$$

Zone médiane : $$S_M = \sum_{k=1}^{n} S_{M_{f_k}} = \sum_{j=1}^{5} \Delta_{2j}$$

Zone distale : $$S_D = \sum_{k=1}^{n} S_{D_{f_k}} = \sum_{j=1}^{5} \Delta_{3j}$$

avec $S_{T_{f_k}} = S_{B_{f_k}} + S_{M_{f_k}} + S_{D_{f_k}}$ et $S_{B_{f_k}} = S_{M_{f_k}} = S_{D_{f_k}}$

DÉLIMITATION DES SECTEURS :

Secteur 1 : $$S_1 = \sum_{k=1}^{\frac{n}{5}} S_{T_{f_k}} = \sum_{i=1}^{3} \Delta_{i1}$$

Secteur 2 : $$S_2 = \sum_{k=\frac{n}{5}+1}^{\frac{2n}{5}} S_{T_{f_k}} = \sum_{i=1}^{3} \Delta_{i2}$$

et ainsi de suite jusqu'à :

Secteur 5 : $$S_5 = \sum_{k=\frac{4n}{5}+1}^{n} S_{T_{f_k}} = \sum_{i=1}^{3} \Delta_{i5}$$

plus généralement :

$$S_j = \sum_{k=\frac{(j-1)n}{5}+1}^{\frac{jn}{5}} S_{T_{f_k}} \qquad (1)$$

La délimitation des secteurs ainsi définis ne pose aucun problème tant que le nombre de filaments est un multiple du nombre de secteurs, soit 5. On ne peut en effet délimiter les secteurs que sur la base de nombres entiers.

Quand n n'est pas un multiple de 5 (par exemple 404), nous proposons de définir les cinq secteurs (S_1 à S_5) en utilisant toujours l'équation (1), mais en ne considérant dans un premier temps et pour le partage de l'espace que

Source : MNHN

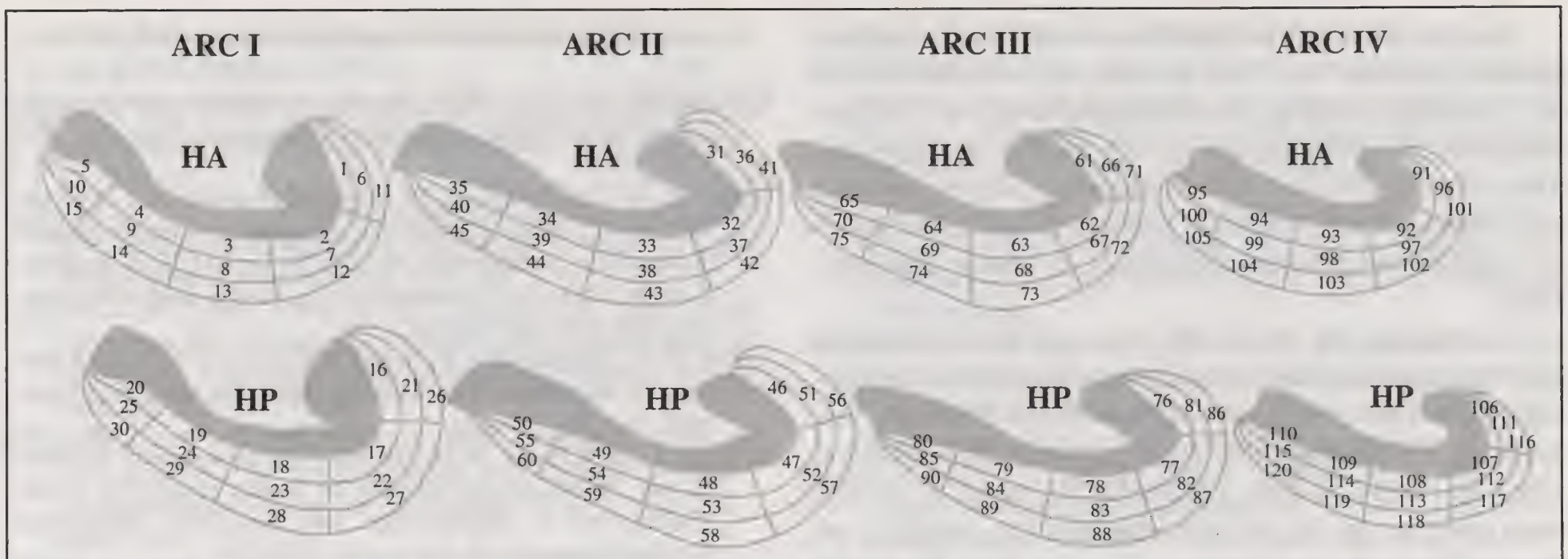


FIG. 3.– Définition des 120 stations établies dans les quatre arcs branchiaux unilatéraux (huit hémibranchies) d'un téléostéen (ici *Hemichromis fasciatus*) (HA : hémibranchie antérieure ; HP : hémibranchie postérieure).

Definition of the 120 stations in the four unilateral gill arches (eight gill hemibranchs) of a teleostean (here Hemichromis fasciatus*) (HA : anterior hemibranch ; HP : posterior hemibranch).*

les n' premiers filaments, n' étant le premier entier plus petit que n et multiple de 5 (400 dans l'exemple donné). Par suite, les n-n' filaments restants sont associés avec les cinq secteurs de la manière suivante : si n-n' = 1, alors S1 comprend une lamelle branchiale de plus que les autres secteurs ; si n-n' = 2, S_1 et S_2 possèdent chacun un filament de plus que les trois autres secteurs ; et ainsi de suite jusqu'à n-n' = 4 ; dans ce dernier cas, S_5 est le seul secteur à avoir un filament de moins que les quatre autres. Si nous considérons par exemple le cas d'une hémibranchie comprenant 404 lamelles branchiales, alors S_1, S_2, S_3 et S_4 seront composés chacun de 81 filaments, et S_5 de 80 filaments. Cette manière de procéder, facile à mettre en œuvre dans la pratique, présente l'avantage de rééquilibrer le nombre de filaments par secteur.

Pour finir, considérons la surface totale de l'hémibranchie :

$$S_H = S_B + S_M + S_D = \sum_{i=1}^{3} S_i$$

$$= S_1 + S_2 + S_3 + S_4 + S_5 = \sum_{j=1}^{5} S_j$$

$$= \sum_{i=1}^{3} \sum_{j=1}^{5} \Delta_{ij}$$

Il résulte de cette démarche l'existence de 15 stations élémentaires par hémibranchie, de 30 par arc branchial, de 120 sur les quatre arcs unilatéraux, et de 240 par poisson.

Afin de repérer graphiquement chacune des 120 stations d'une même série d'arcs (droite ou gauche), un code numérique lui est attribué. Ce code est invariable des arcs gauches aux droits, d'un individu-hôte à un autre, et dans la majorité des cas (Téléostéens) d'une espèce-hôte à une autre. Autrement dit, la représentation de l'espace colonisé reste la même quelle que soit la communauté parasitaire étudiée. La séquence des codes attribués aux stations est représentée FIG. 3.

Il va de soi que la méthode exposée prévaut dans le cas d'un téléostéen, mais que les principes développés sont facilement transposables à n'importe quel poisson présentant un nombre différent d'arcs branchiaux.

CONCLUSION

Des espèces parasites coexistent dans l'espace des espèces, des populations et des individus-hôtes. Le partage des ressources, qu'elles soient spatiales, alimentaires ou autres, pose à la fois des problèmes généraux d'écologie et des problèmes spécifiques liés à la nature des processus de colonisation-extinction dans les systèmes hôtes-parasites. L'individu-hôte peut d'une part être assimilé à une île, sans que les règles de la biogéographie insulaire lui soient systématiquement applicables. Les communautés parasitaires peuvent d'autre part être réellement homologues. L'utilisation de ce type de modèle biologique doit donc apporter des éclairages nouveaux sur des aspects aussi variés que la dynamique de la colonisation, le déterminisme de la richesse ou de la diversité, et d'une façon plus générale sur les problèmes de hiérarchie et d'échelles (AUGER *et al.*, 1992).

Source : MNHN

Les peuplements parasitaires présentent des patrons spatiaux (ESCH *et al.*, 1990) pouvant être clairement définis. Leur déterminisme peut être appréhendé par l'analyse comparée des peuplements ou des guildes homologues, d'où l'importance d'une définition précise du contenu spatial, si nécessaire à l'étude de la structure des communautés à différentes échelles d'espace et de temps (SHUGART, 1990).

L'approche très locale des processus de structuration et d'organisation est très largement sous-exploitée en écologie parasitaire. Le problème du niveau d'observation (taille de l'unité observée) étant en partie réglé quand il s'agit de l'individu-hôte, l'influence du degré de résolution (grain au sein du biotope branchial par exemple) sur les problèmes de co-occurence d'espèces peut être étudié très finement. La plupart des études citées en introduction ne s'y sont que très peu employées, faute notamment d'outils méthodologiques et statistiques adaptés.

Le découpage virtuel de l'espace colonisé tel que nous le formalisons ici contribue à donner aux parasites et aux stations d'échantillonnage une position relative, et non absolue, dans l'hémibranchie. En effet, le nombre de filaments branchiaux, leur longueur, la surface colonisable par les ectoparasites augmentent avec la taille et donc l'âge de l'hôte (SILAN *et al.*, 1987). Mais en étant reproductible et transposable d'un individu-hôte à un autre, un tel positionnement permet une approche comparée des peuplements homologues ; il rend également possible l'approche multidimensionnelle des structures spatiales (SILAN, 1984). L'illustration et la mise en application de ces différents principes seront présentées par ailleurs.

BIBLIOGRAPHIE

ADAMS, A.M., 1986.– The parasite community on the gills of *Fundulus kansae* (Garman) from the South Platte River, Nebraska (USA). *Acta Parasit. Pol.*, 31 (1/12) : 47-54.

AUGER, P., BAUDRY, J. & FOURNIER, F. (eds), 1992.– *Hiérarchies et échelles en écologie*. Naturalia publications : 300 p.

ARME, C. & HALTON, D.W., 1972.– Observations on the occurence of *Diclidophora merlangui* (Trematoda : Monogenea) on the gills of whiting, *Gadus merlangus*. *J. Fish Biol.*, 4 : 27-32.

BATES, R.M. & KENNEDY, C.R., 1990.– Interactions between the acantocephalans *Pomphorhynchus laevis* and *Acanthocephalus anguillae* in rainbow trout : testing an exclusion hypothesis. *Parasitology*, 100 (3) : 435-444.

BATES, R.M. & KENNEDY, C.R., 1991.– Potential interactions between *Acanthocephalus anguillae* and *Pomphorhynchus laevis* in their natural host chub, *Leuciscus cephalus* and the european eel, *Anguilla anguilla*. *Parasitology*, 102 (2) : 289-297.

BLONDEL, J., 1979.– *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris : 173 p.

BUSH, A.O. & HOLMES, J. C., 1986.– Intestinal parasites of lesser scaup ducks : an interactive community. *Can. J. Zool.*, 64 : 142-152.

CROMPTON, D. W. T., 1973.– The sites occupied by some parasitic helminths in the alimentary tract of vertebrates. *Biol. Rev.*, 48 : 27-83.

ESCH, G. W., SHOSTAK, A. W., MARCOGLIESE, D. J. & GOATER, T. M., 1990.– Patterns and processes in helminth parasite communities : an overview. *In* : ESCH, G., BUSH, A. & AHO, J. (eds). *Parasite communities : patterns and processes*. Chapman and Hall, London : 1-19.

ESCH, G.W., GIBBONS, J.W. & BOURQUE, J.E., 1975.– An analysis of the relationship between stress and parasitism. *Am. Midl. Nat.*, 93 : 339-353.

EUZET, L. & KTARI, M.H., 1970a.– *Pyragraphorus hollisae* sp.nov. (Monogenea) parasite de *Lichia glauca* (L. 1758) (Carangidae) en Méditerranée. *Ann. Inst. Biol.*, Universitad Nacional Autonoma de Mexico, 41 : 269-279.

EUZET, L. & KTARI, M.H., 1970b.– *Heteraxinoides hannibali* n.sp. (Monogenea, Polyopisthocotylea) parasite branchial de *Pomadasys incisus* (Bowdich, 1825) (Teleostei) dans le golfe de Tunis. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 41 : 269-279.

FERNANDO, C.H. & HANEK, C., 1976.– Gills. *In* : KENNEDY, C.R (ed.). *Ecological aspects of Parasitology*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam : 209-226.

GREIG-SMITH, P., 1952.– The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of the plant communities. *Ann. Bot. N. S.*, 16 : 293-316.

HANEK, G. & FERNANDO, C.H., 1978.– Spatial distribution of gill parasites of *Lepomis gibbosus* (L.) and *Ambloplites rupestris* (Raf.). *Can. J. Zool.*, 56 : 1235-1240.

HOBBS, R.P., 1980.– Interspecific interactions among gastrointestinal helminths in pikas of North America. *Am. Midl. Nat.*, 103 (1) : 15-25.

HOLMES, J.C., 1973.– Site selection by parasitic helminths : interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. *Can. J. Zool.*, 51 : 333-347.

HOLMES, J.C. & PRICE, P.W., 1986.– Communities of parasites. *In* : KIKKAWA J. & ANDERSON D.J. (eds). *Community Ecology, Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, Victoria, Australia : 187-213.

HUGHES, G.M. & MORGAN, M., 1973.– The structure of fish gills in relation to their respiratory function. *Biol. Rev.*, 48 : 419-475.

JANOVY, J., MCDOWELL, M.A. & FERDIG, M.T., 1991.– The niche of *Salsuginus thalkeni*, a gill parasite of *Fundulus zebrinus*. *J. Parasitol.*, 77 (5) : 697-702.

KENNEDY, C.R., 1985.– Site segregation by species of Acanthocephala in fish, with special reference to eels, *Anguilla anguilla*. *Parasitology*, 90 : 375-390.

KOSKIVAARA, M., VALTONEN, E.T. & VUORI, K.M., 1992.– Microhabitat distribution and coexistence of *Dactylogyrus* species (Monogenea) on the gills of roach. *Parasitology*, 104 (2) : 273-281.

LAMBERT, A., 1990.– Environment and host-parasite relalionships in monogenea. *Folia Parasitol.*, 37 : 219-224.

LAMBERT, A. & MAILLARD, C., 1974.– Répartition branchiale de deux monogènes : *Diplectanum aequans* (Wagener 1857) Diesing, 1858 et *Diplectanum lauberi* Lambert et Maillard 1974 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasites simultanés de *Dicentrarchus labrax* (Téléostéen). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 50 (6) : 691-699.

LAMBERT, A. & SANFILIPPO, D., 1977.– Position systématique et biologie d'*Ergenstrema mugilis* Paperna, 1964 (Monogenea, Monopisthocotylea) parasite de *Liza* (*Liza*) *ramada* (Risso,

Source : MNHN

1826) (Téléostéen, Mugilidae). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 3e sér., n° 472, Zoologie : 823-831.

LEBEDEV, B.I., 1977.– Some aspects of biology and evolution of monogeneans (Monogenea, Plathelminthes). *Folia Parasitol.*, 25 : 131-136.

LLEWELLYN, J., 1956.– The host specificity, micro-ecology, adhesive attitudes and comparative morphology of some trematode gill parasites. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 35 : 113-127.

LLEWELLYN, J., MC DONALD, S. & GREEN, J.E., 1980.– Host-specificity and speciation in Diclidophoran (Monogenea) gill parasites of Trisopteran (Gadoid) fishes at Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 60 : 73-79.

METTRICK, D.F. & DUNKLEY, L.C., 1969.– Variations in the size and position of *Hymenolepis diminuta* (Cestoda : Cyclophyllidea) within the rat intestine. *Can. J. Zool.*, 47 : 1091-1101.

NOISY, D., 1978.– *Recherches sur le microhabitat branchial des Microcotylidae (Monogenea) ectoparasites de Sparidae (Teleostei)*. Thèse de Doctorat de 3ème cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc : 132 p.

NOISY, D. & MAILLARD, C., 1980.– Microhabitat branchial préférentiel de *Microcotyle chrysophrii* van Beneden & Hesse, 1863 (Monogenea, Microcotylidae) parasite de la Daurade (*Sparus aurata* L., 1758). *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 55 (1) : 33-40.

PALING, J.E., 1968.– A method of estimating the relative volumes of water flowing over the different gills of a freshwater fish. *J. Exp. Biol.*, 48 : 533-544.

RAMASAMY, P., RAMALINGAM, K., HANNA, R.E.B. & HALTON, D.W., 1985.– Microhabitats of gill parasites (Monogenea and Copepoda) of teleosts (*Scomberoides* spp.). *Int. J. Parasitol.*, 15 (4) : 385-397.

RIGGS, M.R. & ESCH, G.W., 1987.– The suprapopulation dynamics of *Bothriocephalus acheilognathi* in a north Carolina cooling reservoir : abundance, dispersion and prevalence. *J. Parasitol.*, 73 : 877-892.

ROHDE, K., 1976a.– Species diversity of parasites on the Great Barrier Reef. *Z. Parasitenk.*, 50 (1) : 93-94.

ROHDE, K., 1976b.– Monogenean Gill Parasites of *Scomberomorus commersoni* Lacépède and Other Mackerel on the Australian East Coast. *Z. Parasitenk.*, 51 (1): 49-69.

ROHDE, K., 1977a.– Habitat partitioning in Monogenea of marine fishes. *Heteromicrocotyla australiensis* sp.nov. and *Heteromicrocotyloides mirabilis*, gen. and sp.nov. (Heteromicrocotylidae) on the gills of *Carangoides emburyi* (Carangidae) on the Great Barrier Reef, Australia. *Z. Parasitenk.*, 53 (2) : 171-182.

ROHDE, K., 1977b.– Species diversity of monogenean gill parasites of fish on the Great Barrier Reef. *Proc. Third. Internat. Coral Reef Symposium*, Miami, Florida : 585-591.

ROHDE, K., 1977c.– A non competitive mechanism responsible for restricting niches. *Zool. Anz.*, 199 (3/4) : 164-172.

ROHDE, K., 1980.– Comparative Studies on Microhabitat Utilization by Ectoparasites of Some Marine Fishes from the North Sea and Papua New Guinea. *Zool. Anz.*, Jena, 204 (1/2) : 27-63.

ROHDE, K., 1993.– *Ecology of marine parasites*. 2nd edition, CAB-International, Wallingford, Oxon : 298 p.

ROHDE, K., HAYWARD, C., HEAP, M. & GOSPER, D., 1994.– A tropical assemblage of ectoparasites : gill and head parasites of *Lethrinus miniatus* (Teleostei, Lethrinidae). *Int. J. Pararitol.*, 24 : 1031-1053.

ROUBAL, F. R., 1987.– Gill Surface Area and its Components in the Yellowfin Bream, *Acanthopagrus australis* (Günther) (Pisces : Sparidae). *Aust. J. Zool.*, 35 : 25-64.

SANFILIPPO, D., 1978.– *Microhabitat des Monogènes Dactylogyroidea parasites branchiaux de Téléostéens Mugilidae et Sparidae*. Thèse de Doctorat de 3ème cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc : 148 p.

SHUGART, H.H., 1990.– Ecological models and the ecotone. In : NAIMAN, R.J. & DÉCAMPS, H. (Eds), *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones*. Parthenon Publishing, London : 23-36.

SILAN, P., 1984.– *Biologie comparée des populations de Diplectanum aequans et D. lauberi, monogènes branchiaux de Dicentrarchus labrax*. Thèse de Doctorat de 3ème cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc : 275 p.

SILAN, P., EUZET, L., MAILLARD, C. & CABRAL, P., 1987.– Le biotope des ectoparasites branchiaux des poissons : facteurs de variations dans le modèle bar-monogènes. *Bull. Ecol.*, 18 (4) : 383-391.

SILAN, P. & MAILLARD, C., 1989.– Biology of *Serranicotyle labracis*, ectoparasite of *Dicentrarchus labrax* (Teleostei): contribution to the study of its populations. *Mar. Biol.*, 103 : 481-487.

SMITH, J.W., 1969.– The distribution of one monogenean and two copepod parasites of whiting *Merlangus merlangus* (L.) caught in British waters. *Nytt Mag. Zool.*, 17 : 57-63.

STOCK, T.M. & HOLMES, J.C., 1987.– *Diococestus asper* (Cestoda : Diococestidae) : an interference competitor in an enteric helminth community. *J. Parasitol.*, 73 (6) : 1116-1123.

STOCK, T. M. & HOLMES, J. C., 1988.– Functional relationships and microhabitat distributions of enteric helminths of grebes (Podicipedidae) : the evidence for interactive communities. *J. Parasitol.*, 74 (2) : 214-227.

SUYDAM, E.L., 1971.– The microecology of three species of monogenetic trematodes of fishes from the Beaufort - Cape Hatteras area. *Proc. helminth. Soc. Wash.*, 38 (2) : 240-246.

WINCH, J., 1983.– The biology of *Atrispinum labracis* N. Comb. (Monogenea) on the gills of the bass, *Dicentrarchus labrax*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 63 : 915-927.

WOOTTEN, R., 1974.– The spatial distribution of *Dactylogyrus amphibothrium* on the gills of ruffe *Gymnocephalus cernua* and its relation to the relative amounts of water passing over the parts of the gills. *J. Helminthol.*, 48 (3) : 167-174.

YOUNG, P.C., 1968.– Two new species of the family Allodiscocotylidae Tripathi, 1959 (Monogenoidea) from the gills of *Sphymena obtusata* Cuvier et Valenciennes, with a note on the distribution of *Vallisiopsis australis* sp.nov. *J. Helminthol.*, 42 : 421-434.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The study of parasite community structure requires a correct and precise definition of associated spatial structures. The elementary biotopes represent a first resource level for the infrapopulation or the infracommunity. The host species, or its populations, can be considered as another resource level. Its analysis concerns the component and the compound community. These levels lead to different problematics and methodologies.

If we analyse the spatial partitioning between several parasite species (trematodes in a digestive tract or monogeneans on fish gills), the initial methodological problem is to define subsets or stations in these elementary biotopes. Then the station is, as for free-living organisms, the smallest territorial unit on which is brought together at least one fraction of the community species ; this smallest unit is naturally dependent on the problem studied and its scale. In order

Source : MNHN

to analyse the way parasites colonize their elementary biotope, it is essential to define accurately these sampling stations and their limits. For the gill biotopes, the only case we deal with here, the problem has not yet received a formal answer. Our purpose is consequently to define this sampling unit in such a way that it is reproducible from one host species to another, or from one host individual to another.

Parasite communities show spatial patterns which can be clearly defined. Their determinism can be identified by comparative analyses of homologous communities or guilds. The limits of the elementary biotopes are evident at the host individual level ; so the influence of resolution scales (coarse or close-grained structures within the biotope) on the co-occurence of the species can be analysed precisely. The analysis of spatial structuring processes at local and various scales are widely underexploited in parasitological ecology, and most existing studies did not consider this problem.

A potential division of the settled gill space is formalized in this paper. The number of gill filaments, their length, and the gill surface potentially used by the ectoparasites increase with age and host size ; consequently the structure of these gill biotopes changes. Taking into account the proposed method, the parasites and the sampling stations have a relative but not absolute position on the gill hemibranchs. However, this sampling technique has the advantage of being reproducible ; therefore such a spatial sampling permits the comparison of different infracommunities, using multidimensional methods.

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (1) 1995 : 17-32

L'ANALYSE SPATIALE DES DONNÉES ÉCOLOGIQUES : THÉORIE ET APPLICATION À LA VÉGÉTATION EN PROVENCE CALCAIRE*

Philip ROCHE

Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, URA CNRS N°1152,
Case 461, FST St. Jérôme, 13397 Marseille cedex 20

SUMMARY
(review paper)

SPATIAL ANALYSIS OF ECOLOGICAL DATA : THEORY AND APPLICATION TO THE VEGETATION IN CALCAREOUS PROVENCE.
The study of the spatial patterns appears to be of prime interest for the analysis of ecological systems with their true complexity. The spatial analysis can be conceived with various aims : in order to quantify the spatial structure and use it as an ecological factor, or on the contrary, if one want to suppress the spatial dependence from the ecological analysis. After both a theorical and a practical review of some methods : autocorrelation indexes, semi-variance and the Mantel test, the author presents some original results from the spatial analysis of the distribution of species richness and of plants community composition in calcareous Provence. The results shows up the existence of a spatial dependence between samples and a two levels hierarchical structure of the data on the scale domain studied.

KEY WORDS : Spatial analysis - Autocorrelation - Mantel test - Semi-variance - Vegetation - Provence.

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

L'étude de la structure spatiale apparait comme étant de la première importance pour la compréhension des systèmes écologiques dans leur complexité réelle. L'analyse spatiale peut se concevoir dans plusieurs buts : que l'on désire quantifier la structure spatiale des écosystèmes et la considérer comme une dimension écologique à part entière, ou au contraire que l'on souhaite éliminer de l'analyse écologique les intéractions spatiales. Après des rappels théoriques et méthologiques sur l'autocorrélation, la semi-variance et le test de Mantel, ces méthodes ont été appliquées à l'analyse de la répartition spatiale de la richesse spécifique et de la composition des communautés végétales en Provence calcaire. Les résultats obtenus montrent de façon objective l'existence de phénomènes de dépendance spatiale des échantillons et une structuration des données, selon une organisation hiérarchique à deux niveaux, sur le domaine d'échelle étudié.

MOTS CLÉS : Analyse spatiale - Autocorrélation - Test de Mantel - Semi-variance - Végétation - Provence.

INTRODUCTION

Les notions relatives aux problèmes d'échelle et de patrons spatiaux sont utilisées depuis longtemps en écologie, notamment pour la détermination des surfaces optimales d'échantillonnage (CAIN, 1943 ; GREIG-SMITH, 1952 ; KERSHAW, 1957 ; HILL, 1973 ; GOODALL, 1974). Néanmoins, la plupart des travaux d'écologie n'intègrent pas les aspects spatiaux (COSTANZA & SKLAR, 1985 ; KAREIVA & ANDERSEN, 1988 ; WIENS, 1989), le concept même d'écosystème étant a-spatial (SHUGART, 1990). L'actuel regain d'intérêt pour la dimension spatiale dans l'analyse écologique est sensible, notamment au travers de la démarche de l'écologie du paysage (RISSER *et al.*, 1984 ; FORMAN & GODRON, 1986). LEFEUVRE & BARNAUD (1988) soulignent même que « *sans référence permanente à l'espace, sans analyse de cet espace..., l'étude du fonctionnement des écosystèmes s'avère désormais impossible* ». La détermination des échelles de fonctionnement des processus écologiques devient alors une des principales préoccupations. Des divergences conceptuelles apparaissent quant à l'origine des patrons observables : pour MORRIS (1984 ;

* Manuscrit reçu le 3 octobre 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 3 juillet 1995

Source : MNHN

1987) l'échelle est intrinsèque à l'objet d'étude, alors que pour ALLEN & STARR (1982) l'échelle peut résulter d'artefacts issus des méthodes d'analyse.

La prise en compte de l'espace peut se faire suivant des objectifs multiples, depuis la recherche d'une indépendance des échantillons, jusqu'à l'étude directe des patrons spatiaux et de leurs liens avec le fonctionnement écologique. De nombreux modèles présument que les éléments d'écosystèmes spatialement proches subissent l'influence de processus semblables (LEGENDRE & FORTIN, 1989 ; WIENS, 1989). Les propriétés des données spatiales violent la quasi totalité des conditions d'application des tests statistiques classiques, car comme le rappellent HAGGET *et al.*, (1977) : « *Location data are generally spatially autocorrelated, non stationary, non normal, irregularly spaced and discontinuous... »*. Cette dépendance entre les échantillons induit une invalidité partielle des tests statistiques usuels (SCHERRER, 1982).

Au-delà des autocorrélations résultant de processus biologiques réels, il est nécessaire également de se garder des liaisons spatio-temporelles issues de la stratégie d'échantillonnage. Les contraintes au niveau de l'échantillonnage, d'un ordre plus ou moins pratique (temps, coût...), induisent des liaisons entre des échantillons censés être indépendants (IBANEZ, 1973 ; FRONTIER, 1974). Si l'échantillonnage aléatoire ou systématique a souvent été considéré comme suffisant pour prévenir la dépendance entre les données (GREEN, 1979 ; SCHERRER, 1982), il n'empêche absolument pas l'existence éventuelle d'une autocorrélation spatiale entre les données. Seules les méthodes permettant l'analyse des patrons spatiaux durant une phase de pré-échantillonnage peuvent permettre de pallier la majorité des problèmes liés à l'analyse des données écologiques. Il convient alors de déterminer les limites spatiales des interactions afin de définir des stratégies d'échantillonnage non biaisées. Les observations seront liées, si la distance moyenne entre les individus d'échantillonnage est plus faible que la distance d'interaction spatiale de la variable étudiée. Le plan d'échantillonnage devra alors prévoir un écart minimum entre deux mesures supérieures à cette distance. Ce bornage spatial est à même d'optimiser la stratégie d'échantillonnage, en définissant des critères objectifs qui se substituent au « bon sens écologique ».

En fonction de cet état de fait, l'objectif de cet article est de montrer l'intérêt d'une prise en compte systématique de la dimension spatiale dans l'analyse écologique. La première partie de l'article constitue un rappel d'ordre conceptuel et pratique de quelques méthodes d'analyse spatiale. La seconde partie est consacrée à une application de ces méthodes à partir de données originales, concernant la richesse spécifique et la composition floristique de quelques communautés végétales en Provence calcaire.

MÉTHODES D'ANALYSE SPATIALE

L'existence d'une structure spatiale implique une absence d'indépendance dans l'espace [et/ou le temps] des variables mesurées. Cette non indépendance est une caractéristique des processus biologiques : « *In nature, living beings are distributed neither uniformly nor at random. Rather, they are aggregated in patches, or they form gradients or other kinds of spatial structures* ». (LEGENDRE & FORTIN, 1989). Ce type de structure se traduit par l'existence de ce que l'on nomme : autocorrélation spatiale [et/ou temporelle] (*dans la suite du texte, je n'emploierai plus que le terme « spatial », étant entendu que l'on peut y substituer les termes « temporel » ou « spatio-temporel »*).

Les méthodes qui seront présentées ici sont toutes basées sur la détection de motifs répétés dans un espace continu. Ces méthodes ont pour point commun une expression de la similitude en fonction de la distance entre les mesures. Les positions relatives des points nous renseignent alors sur les patrons spatiaux. Les données sous forme de transects ou de matrice sont particulièrement adaptées, même si la répartition des points est irrégulière.

L'AUTOCORRÉLOGRAMME

Une variable est dite autocorrélée (ou régionalisée) lorsqu'il est possible de prédire les valeurs de cette variable pour certains points de l'espace [ou du temps], à partir d'individus d'échantillonnages localisés dans l'espace [ou le temps]. La structure de l'autocorrélation peut être décrite par une fonction mathématique nommée fonction de structure (LEGENDRE & FORTIN, 1989). L'autocorrélogramme ou le semi-variogramme sont des exemples de ce type de fonction.

L'objectif de cette approche est de déterminer l'existence d'une structure spatiale au sein d'une matrice d'échantillonnage et de l'interpréter le cas échéant. Les données sont quantitatives et semi-quantitatives (coordonnées factorielles issues des analyses floristiques, abondance de types d'utilisation du sol, abondance de certaines espèces). Il s'agit alors de déterminer si les valeurs prises par une variable en un point donné sont liées aux valeurs en d'autres points.

La principale limitation statistique de ces indices tient dans l'exigence de la condition de stationnarité pour la variable étudiée (du moins en théorie car ils s'avèrent très robustes). La stationnarité, ou homoscadicité, dans un cadre spatial implique que la moyenne et la variance des valeurs mesurées doivent rester stables sur la surface d'étude. Si tel n'est pas le cas, une dérive risque d'apparaître qui nuira à la significativité des résultats. Ce non respect de la stationnarité des données indique l'existence de tendances globales, qui peuvent être ôtées par

Source : MNHN

ajustement des données à une fonction d'interpolation polynomiale. L'étude portera alors sur les résidus de l'ajustement des données à ce modèle (JONGMAN *et al.*, 1987). Cependant, il n'est pas évident que la close d'homoscadicité soit nécessaire pour l'autocorrélation spatiale. Il convient de se demander si elle n'est requise que par peur de l'inférence statistique ?

Il existe de nombreux coefficients pour l'analyse de données quantitatives. Les deux principaux sont l'indice « I » de MORAN (1950) et l'indice « c » de GEARY (1954). Les modes de calculs de ces coefficients et leur interprétation ont été détaillés par CLIFF & ORD (1973), SOKAL & ODEN (1978), CLIFF & ORD (1981), LEGENDRE & LEGENDRE (1984), LEGENDRE & FORTIN (1989).

Coefficient I de Moran :

$$I_{(d)} = \frac{n \sum_{ij}^{n} w_{ij}(y_i - \bar{y})(y_j - \bar{y})}{W \sum_{i}^{n} (y_i - \bar{y})^2} \qquad (1)$$

Coefficient c de Geary :

$$c_{(d)} = \frac{(n-1) \sum_{ij}^{n} w_{ij}(y_i - y_j)^2}{2W \sum_{i}^{n} (y_i - \bar{y})^2} \qquad (2)$$

avec $y = (y_1,–,y_n)$ les valeurs pour les n points de l'espace géographique [ou temporel] et w_{ij} la force du lien entre le point i et le point j. Ici w_{ij} prend la valeur 1, quant le couple de point appartient à la classe de distance d et la valeur 0 dans les autres cas. W est la somme des w_{ij}, soit le nombre total de couples de la matrice carrée des distances entre points.

La formulation du coefficient «*I*» de MORAN est très semblable à celle du coefficient de corrélation de PEARSON. Dans la formule (1), le numérateur est une somme des produits de données centrées (Covariance) et le dénominateur la somme des écarts à la moyenne des valeurs pour une classe de distance donnée. Il s'ensuit que ce coefficient est sensible aux valeurs extrêmes. Les valeurs varient généralement entre -1 et +1 (mais, elles peuvent dépasser ces bornes). Une valeur positive signifie une autocorrélation positive, une valeur négative signifie une autocorrélation négative, l'absence de corrélation se traduisant par une valeur proche de zéro.

Le coefficient « *c* » de Geary est une fonction de distance (2) : le numérateur est le carré de la différence des valeurs entre les deux points considérés, le dénominateur étant de la même forme que celui du coefficient de MORAN. Une valeur de « *c* » comprise entre 0 et 1 indique une autocorrélation positive, et une valeur supérieure à 1 une autocorrélation négative.

La significativité de ces deux coefficients peut être testée et des intervalles de confiance calculés (SOKAL & ODEN, 1978 ; CLIFF & ORD, 1981 ; LEGENDRE & LEGENDRE, 1984). L'hypothèse nulle H_0 est l'indépendance des échantillons, n le nombre d'échantillons, E(*I*) et E(*c*) les valeurs attendues respectivement pour *I* et *c* :

$$E(I) = -\frac{1}{(n-1)} \quad \text{et} \quad E(c) = 1$$

Pour calculer les erreurs standards des deux coefficients, il est possible d'admettre deux hypothèses : Les n valeurs (des n localités) peuvent être considérées comme issues d'une population infinie et suivant une distribution normale pour cette variable ; l'hypothèse alternative ne nécessite pas d'admettre une distribution particulière. La valeur d'autocorrélation est alors testée selon la méthode de Monte-Carlo, avec tirage aléatoire répété d'un lot d'échantillons au sein de l'échantillonnage total. Cette dernière méthode est dans l'absolu la plus correcte, bien qu'en présence d'un nombre d'échantillons suffisamment important (circa. 30), il n'y ait pas de grosses différences entre les deux approches (SOKAL & ODEN, 1978).

CLIFF & ORD (1981) ont montré que la variance de « *I* », dans le cadre de H_0, peut être estimée par :

$$V(I) = \frac{n((n^2-3n+3)S_1 - nS_2 + 3S_0^2) - k(n(n-1)S_1 - 2nS_2 + 6S_0^2)}{(n-1)(n-2)(n-3)S_0^2} - \frac{1}{(n-1)}$$

avec :

$$S_0 = \sum_{ij}^{n} w_{ij}$$

$$S_1 = \frac{\sum_{ij}^{n} (w_{ij} + w_{ji})^2}{2}$$

$$S_2 = \sum_{i}^{n} (w_{i\cdot} + w_{\cdot i})^2$$

$$w_{i\cdot} = \sum_{j}^{n} w_{ij}$$

Source : MNHN

A partir de ces valeurs, il est possible de calculer l'intervalle de confiance pour l'indice I. Il est à noter que les tests de significativité des différentes valeurs de corrélation n'ont de sens que si l'on a testé au préalable la significativité de l'ensemble du corrélogramme. Ceci peut être réalisé de différentes manières, en calculant un indice global représentatif du corrélogramme, tel le test Q, ou en utilisant la méthode de BONFERRONI. L'estimation est réalisée, non pas en calculant un indice, mais en modifiant le seuil de significativité en fonction du nombre de classes de distances prises en compte. Si, en utilisant ce nouveau coefficient de sécurité, au moins une des valeurs du corrélogramme est significative, alors le corrélogramme est considéré comme significatif (ODEN, 1984 ; LEGENDRE & FORTIN, 1989). Les deux méthodes ne sont pas exactement équivalentes. La méthode de BONFERRONI doit être en principe limitée aux cas où peu de classes de distance ont été définies. Dans ce cas, le seuil de significativité baisse très vite. Cette méthode possède cependant l'avantage d'être très facile à mettre en œuvre. Le test Q, plus complexe, se révèle très puissant dans le cas où le nombre de classes de distances est élevé. Les corrélogrammes peuvent être interprétés en suivant les données issues du tableau I.

LE CORRÉLOGRAMME DE MANTEL

Le test de MANTEL (1967) peut être rattaché à l'ensemble des méthodes permettant l'analyse des autocorrélations pour des données quantitatives. Ce test repose sur la comparaison de deux matrices de distances ou de similarités, obtenues indépendamment. Cette méthode peut être appliquée à de nombreux problèmes en écologie. Mais dans le cas qui nous intéresse, une des deux matrices sera une matrice de distances spatiales. La finalité est d'étudier si la distance écologique augmente avec la distance spatiale. L'indice « z » de MANTEL se calcule selon la formule suivante :

$$z = \sum_{ij}^{nn} x_{ij}\, y_{ij}$$

où X_{ij} représentent la distance géographique et Y_{ij} la distance écologique entre les sites i et j.

Il semble pourtant plus judicieux d'utiliser l'indice de Mantel normalisé « r », qui se calcule comme suit :

$$r = [\frac{1}{n-1}] \sum_{ij}^{nn} \frac{[(x_{ij} - \bar{x})/S_x]}{[(y_{ij} - \bar{y})/S_y]}$$

pour ij, avec i et j les indices des lignes et des colonnes et n le nombre de distances dans la matrice (diagonale principale exclue). $\bar{x}$ et $\bar{y}$ les moyennes respectives des distances géographiques et écologiques, S_x et S_y, les écart-types correspondants. A partir du test de MANTEL, il est possible de construire un corrélogramme similaire à ceux décrits plus tôt (SOKAL, 1986 ; ODEN & SOKAL, 1986). Cette approche présente l'avantage de permettre l'étude de la structuration spatiale de données multivariées, comme celles issues d'analyses factorielles réalisées sur la composition floristique des échantillons. La distance écologique considérée correspond alors à la distance entre deux points dans l'espace multifactoriel.

TABLEAU I.– Cas les plus fréquents d'autocorrélation en écologie, d'après SOKAL (1979).

The most common cases of autocorrelation in ecology, from SOKAL (1979).

Signe de l'autocorrélation spatiale	AUTOCORRÉLATION SIGNIFICATIVE POUR DE	
	Courtes distances	Longues distances
+	Fréquent : phénomène ayant une distribution contagieuse pour de courtes distances (si l'intervalle de mesure est suffisamment petit)	Agrégats ou autres structures répartis régulièrement dans l'espace
–	Interaction négative ou intervalle de mesure trop grand	Gradient, si les valeurs sont positives pour les courtes distances

Source : MNHN

LA SEMI-VARIANCE

La semi-variance (MATHERON, 1971) est une méthode initiée par les géologues comme outil d'estimation des quantités de minerais présents dans des sites non échantillonnés. La semi-variance partitionne la variance globale en fonction de la distance (PALMER, 1988). Elle est basée sur une fonction de distance proche de l'indice de GEARY, et correspond à la somme des carrés des écarts entre tous les échantillons pour chaque classe de distance. Cette méthode a récemment été proposée comme méthode d'analyse spatiale en écologie (BURROUGH, 1987 ; JONGMAN *et al.*, 1987 ; LEGENDRE & FORTIN, 1989). Le semi-variogramme est similaire aux autocorrélogrammes et représente la suite des semi-variances en fonction de l'échelle. Contrairement aux méthodes présentées précédemment, elle autorise l'analyse des structures spatiales sans que soit remplie la condition de stationnarité de la variance sur la zone d'étude (JONGMAN *et al.*, 1987). Il suffit que soit vérifiée une condition de stationnarité réduite à celle de la moyenne.

La semi-variance s'estime en utilisant la fonction suivante :

$$\gamma(d) = [1 / (2nd)] \times \sum [Y_{(i+d)} - Y_{(i)}]^2$$

ou nd est le nombre de couples de points pour la classe de distance d, i indiquant la localité, i =(1,..., n).

Le semi-variogramme fournit un certain nombre de paramètres au rang desquels, on trouve la portée (RANGE), qui est la distance pour laquelle la semi-variance cesse d'être une fonction de la distance et prend théoriquement la forme d'un plateau (*sill*). Au niveau de la portée, la valeur de γ(d) est égale à la moitié de la variance de l'échantillon. En terme de structure spatiale la portée indique la distance pour laquelle la valeur d'un paramètre cesse d'être corrélée avec les valeurs voisines (FIG. 1).

L'effet pépite (*nugget effect*) correspond à la présence d'une variance non nulle pour des distances nulles. Elle est due à l'existence d'une variance interne à l'objet étudié, qui peut résulter de fluctuations aléatoires dépendantes de l'échantillonnage ou d'un grain trop important. Si le semi-variogramme prend la forme d'une droite horizontale, on parle alors d'effet pépite pur, qui révèle l'absence de structure spatiale. Le semi-variogramme peut également prendre une forme en cloche, traduisant de ce fait l'existence d'un phénomène pseudo-périodique. Il peut également exister plus d'une portée et d'un plateau, le semi-variogramme peut alors servir à déterminer une organisation hiérarchique de la variable (PALMER, 1988).

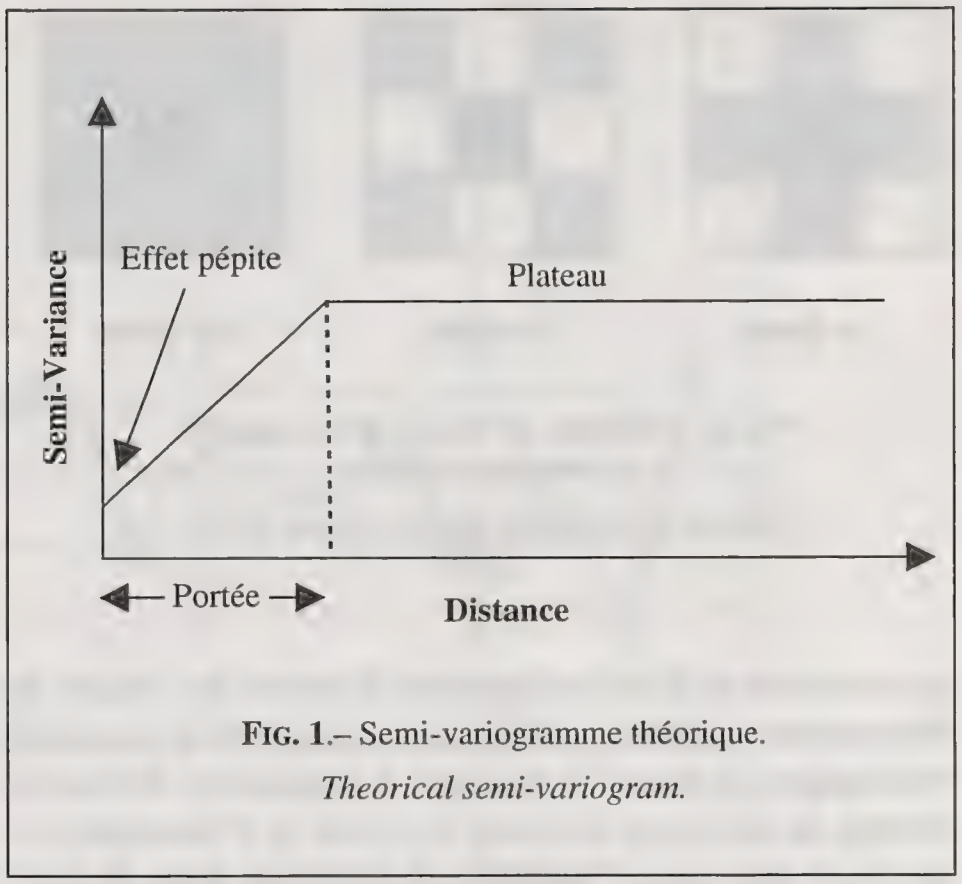


FIG. 1.– Semi-variogramme théorique.
Theorical semi-variogram.

Dans la définition d'une stratégie d'échantillonnage, la portée minimale peut servir à déterminer la dimension d'un quadrat pour l'échantillonnage de la végétation et la portée maximale à définir l'intervalle entre échantillons indépendants (TURNER *et al.*, 1991).

Un autre des intérêts pratiques du semi-variogramme est qu'il permet l'ajustement à différents modèles, permettant en retour des interpolations réalistes. Ces interpolations sont notamment bien réalisées par la méthode du krigeage (WEBSTER & BURGESS, 1983 ; CRESSIE, 1991). Il est également possible de réaliser les analyses dans différentes directions afin de détecter des patrons anisotropes dans le but de tester des modèles directionnels ou d'affiner les interpolations. Au-delà d'une interpolation optimisée par krigeage, l'ajustement à un modèle théorique correspond également à un modèle de patrons spatiaux sous-jacent (BURROUGH, 1988). Cet ajustement n'est cependant pas obligatoire pour l'interprétation du semi-variogramme (LEGENDRE & FORTIN, 1989).

MESURES DE DISTANCE

Il apparaît clairement que les diverses fonctions de structure sont dépendantes de la méthode utilisée pour déterminer la distance séparant deux points au sein d'une matrice de données. Si on utilise des classes de distances entre les points, il existe plusieurs définitions de la contiguïté au sein d'une matrice. Ces définitions sont nommées par analogie avec le mouvement des pièces dans le jeu d'échec : le Fou, la Tour et la Reine (FIG. 2).

La démarche la plus simple consiste à définir des classes d'égale importance, donc neutres vis-à-vis du patron spatial. Mais, si l'on considère que les patrons spatiaux résultent de phénomènes décroissant avec la distance, la définition de classes égales est alors un

Source : MNHN

FIG. 2.– Méthodes de mesure de la contiguïté au sein d'une matrice.

Methods of contiguity mesure within a lattice.

inconvénient et il est envisageable d'utiliser des classes de dimensions variables. L'utilisation successive de plusieurs découpages, à partir de modèles d'interaction différents, permet de mettre en évidence la nature de l'interaction. Il ne s'agit plus alors d'identifier des patrons, mais de vérifier l'ajustement à un modèle.

APPLICATION À L'ANALYSE DES PATRONS SPATIAUX DE LA VÉGÉTATION

EFFETS D'ÉCHELLE ET GRAIN DE L'ANALYSE

Comme l'intervalle de distance constitue l'un des paramètres essentiels dans la mesure de la structure spatiale, les analyses ont toutes été réitérées en utilisant différentes classes de distance. Ces changements induisent une variation du grain de l'analyse, en conformité avec la théorie des échelles, ce qui permet de travailler à différents niveaux d'hétérogénéité (PALMER, 1988 ; AUGER *et al.*, 1992). Cet aspect est particulièrement important, car il conditionne la sensibilité de l'étude. La nature des taches identifiées dépend en grande partie de l'échelle d'analyse (WIENS, 1989). Dans une perspective centrée sur le biologique, il peut être pertinent de définir l'échelle en fonction du ou des organismes étudiés. Ces derniers perçoivent l'espace à une échelle qui leur est propre et leurs attributs vitaux peuvent permettre d'aider à la définition des échelles (HARPER, 1977 ; O'NEILL *et al.*, 1986 ; MORRIS, 1987 ; O'NEILL *et al.*, 1988). Dans le cas présent, comme l'étude porte sur une grande variété de formes biologiques, l'hypothèse prise en compte est que les échelles de fonctionnement peuvent être déduites de l'analyse de la variance des structures spatiales en fonction de la distance (CARLILE *et al.*, 1989).

LIEU D'ÉTUDE

Le site d'étude correspond à une partie de la commune de Le Val (Var, 5 km au nord de Brignoles), dont le territoire constitue un ensemble assez représentatif du contexte socio-économique et écologique de la Basse Provence.

Une matrice géographique, qui a servi à définir l'échantillonnage concerne la partie orientale de la commune (surface environ 1500 ha), a été réalisée à partir de photographies aériennes IGN couleur stockées sous forme matricielle au sein d'un système d'information géographique (ROCHE, 1994).

Sur le territoire d'étude, le paysage peut sommairement être découpé en deux ensembles d'organisation différent. Le premier, représenté principalement dans la plaine, correspond à une utilisation du sol basée sur une culture intensive de la vigne. A l'heure actuelle, l'activité agricole est néanmoins en forte régression au profit d'une mise en friche qui aboutit généralement, au bout de quelque temps, à la construction d'habitations. Le deuxième propose un aspect plus naturel, qui témoigne d'un mode d'occupation du sol très différent. Des traces d'exploitation anciennes subsistent sous la forme de terrasses de cultures abandonnées, sur les flancs de quelques vallons l'essentiel de l'espace étant couvert de formations arbustives basses à base de végétaux sclérophylles et de bois de Pins d'Alep, de Chênes pubescents et de Chênes verts en formation plus ou moins mélangée.

La structure géomorphologique est complexe, mais le relief est simple avec des crêtes dissymétriques est-ouest et de larges vallons drainés par de modestes ruisseaux. L'ensemble collinéen peut se résumer en une succession de versants nord/sud aménagés en terrasses pour la plupart. Les calcaires dolomitiques et les dolomies constituent l'ossature du relief, notamment les hauts versants. Cette organisation géologique particulière, une plaine alluviale calcaire et des massifs dolomitiques entraîne une diversité floristique élevée, avec près de 400 taxons (AUBERT, 1967 ; LAVAGNE & MOUTTE, 1980).

MÉTHODES

Un relevé exhaustif en présence-absence de la flore phanérogamique a été réalisé dans 126 quadrats d'une surface d'environ 0,5 ha (75 x 75 m). Ils correspondent aux cellules de la matrice utilisée par ailleurs pour l'étude de la structure du paysage (ROCHE, 1994). L'identification des parcelles sur le terrain a été possible par référence à des éléments caractéristiques, visibles sur des photographies aériennes (grands arbres, sentiers, habitations...). La position géographique de ces 126 relevés a été choisie de façon aléatoire.

La matrice d'échantillonnage est constituée de cellules de 75 m de côté ; les distances seront donc exprimées en multiples de cette distance. L'échelle 1 correspond à des analyses réalisées avec un grain de 75 m, l'échelle 2 correspondant à un grain de 150 m... Le calcul des distances utilise la métrique de la reine avec des intervalles égaux.

Source : MNHN

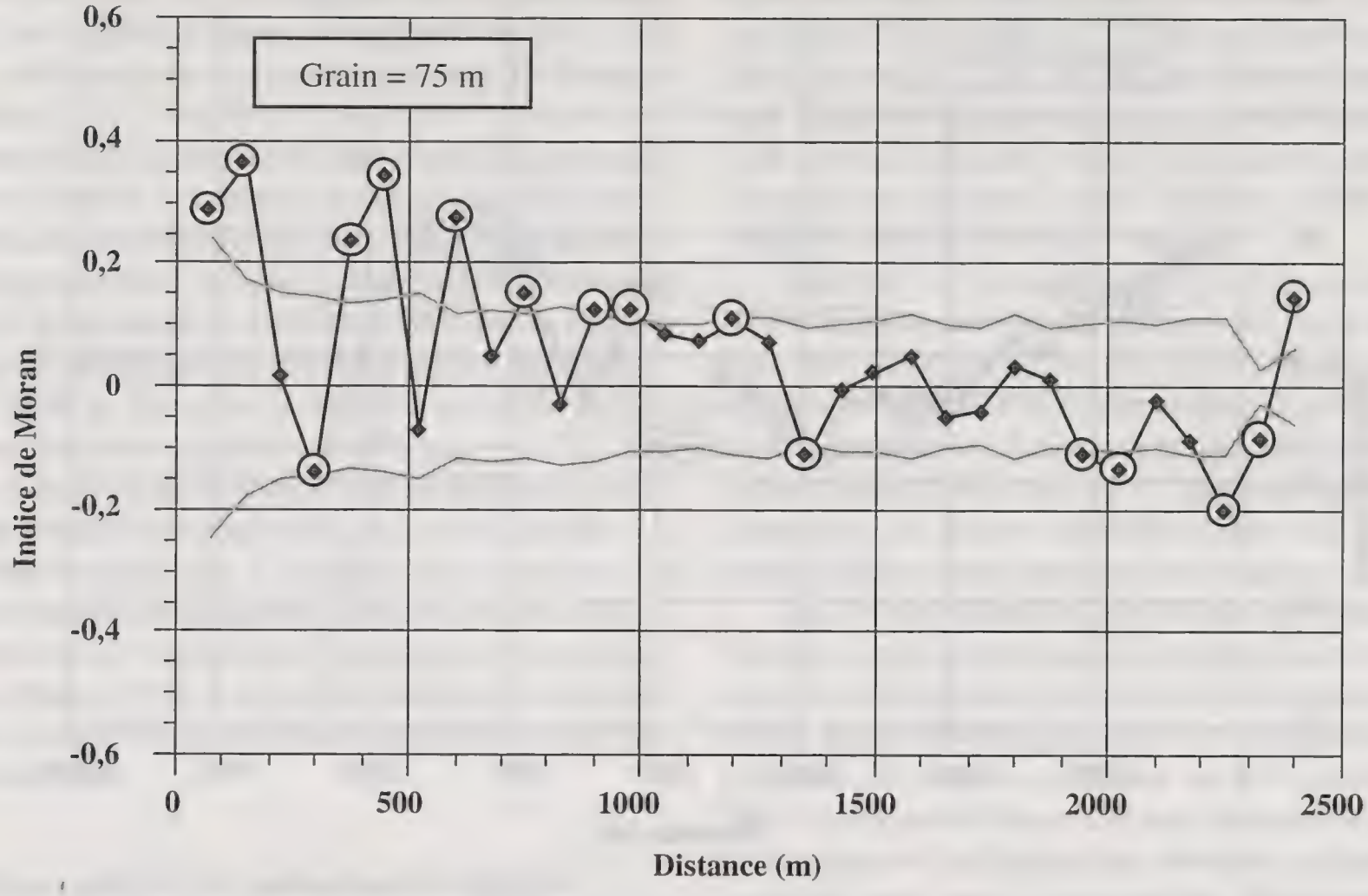


FIG. 3.– Autocorrélogramme à l'échelle 1 de la richesse spécifique de la flore. Les points entourés d'un cercle sont significatifs.

Autocorrelogram of the species richness at scale 1. The significant plots are surrounded by a circle.

Un intervalle de sécurité a été calculé en suivant l'hypothèse de la normalité des variables et correspond à un coefficient de sécurité de 95 %. Il est présenté en grisé sur les autocorrélogrammes.

Il est recommandé, selon les auteurs, de ne pas considérer les distances supérieures à 1/4 (DAVIS, 1985) ou 1/3 (LEGENDRE & FORTIN, 1989) de la distance maximale. La raison de cette limitation tient au faible nombre de couples de points impliqués pour les longues distances (un nombre de couples de points supérieur à 50 paraît nécessaire). Dans les autocorrélogrammes présentés, le nombre de couples de points est toujours supérieur à 100 pour les distances inférieures à 5000 m.

RÉSULTATS

Organisation spatiale de la richesse spécifique

L'ensemble des 126 relevés comporte 399 espèces. La grande majorité des espèces sont peu fréquentes, seulement 13 d'entre elles sont présentes dans plus de 50 % des relevés et 85 dans plus de 20 % des relevés. Les espèces les plus fréquentes sont des espèces de milieux ouverts, agricoles et préforestiers. Le nombre d'espèces par relevé est compris entre 19 et 101, avec une moyenne de 48,74 et un écart-type de 17,26.

L'essentiel de l'autocorrélogramme de Moran à l'échelle 1 (soit des classes de 75 m) (FIG. 3) est compris entre les bornes de l'intervalle de sécurité, de ce fait une grande partie des valeurs n'est pas significative. Les fortes fluctuations de l'indice pour les faibles distances mettent en relief la forte hétérogénéité spatiale de la richesse spécifique à cette échelle. Plusieurs valeurs positives sont significatives pour les distances entre 75 et 975 m, puis l'on observe des valeurs significativement négatives pour des distances de 1350, 1950, 2025 et 2175 m.

A l'échelle 2 (FIG. 4), la courbe est plus lissée, le grain d'analyse supérieur intègre les micro-hétérogénéités. On observe d'une part, des valeurs positives pour des distances inférieures à 1125 m, et d'autre part, des valeurs négatives pour les distances comprises entre 2025 et 4050 m. L'échelle 4 (classe de distance 300 m, non représentée) n'apporte aucune information supplémentaire.

La forme de l'autocorrélogramme à l'échelle 2 indique que l'on est en présence d'une structure en paliers (LEGENDRE ET FORTIN, 1989). La distance pour laquelle les échantillons ne sont pas indépendants peut être esti-

Source : MNHN

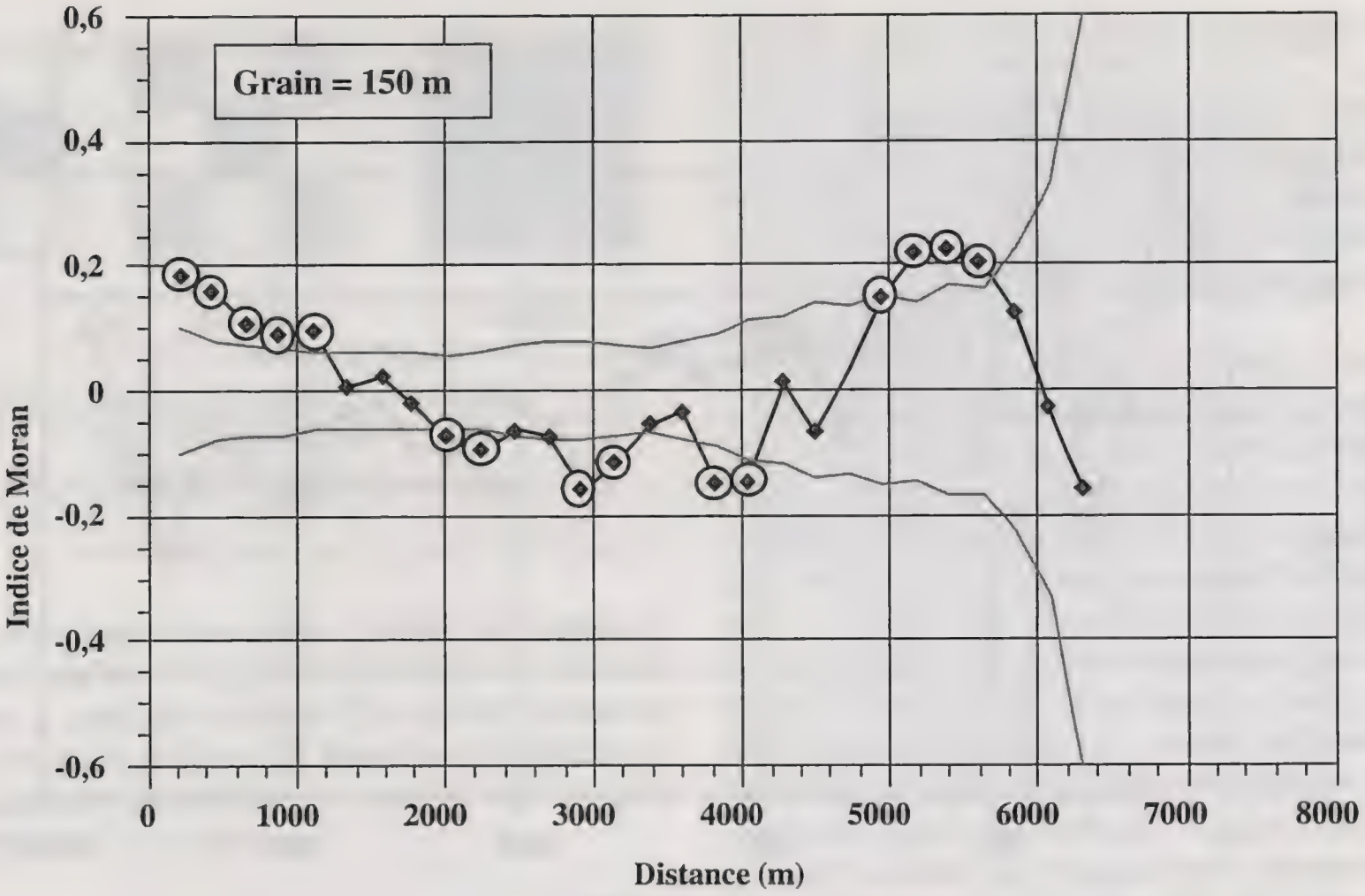


FIG. 4.– Autocorrélogramme à l'échelle 2 de la richesse spécifique de la flore.
Les points entourés d'un cercle sont significatifs.

Autocorrelogram of the species richness at scale 2. The significant plots are surrounded by a circle.

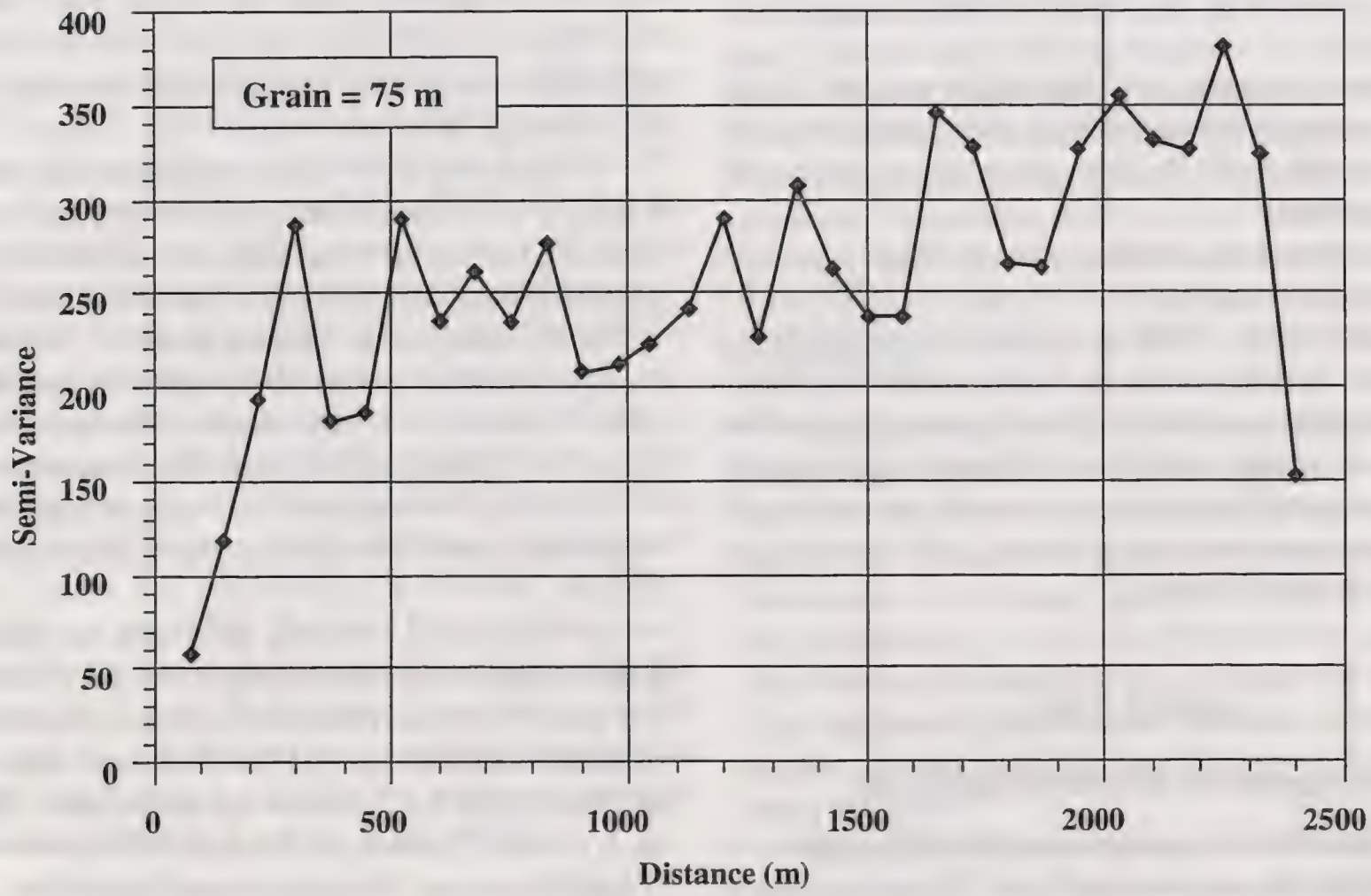


FIG. 5.– Semivariogramme de la richesse spécifique à l'échelle 1.

Semivariogram of the species richness at scale 1.

Source : MNHN

mée à environ 1000 m. Les fluctuations de la richesse spécifique sur de petites distances de l'ordre de 100 m (*cf.* échelle 1) indiquent une micro-hétérogénéité à l'intérieur de ce gradient.

Les semi-variogrammes corroborent cette interprétation (FIG. 5). A l'échelle 1, la portée est de l'ordre de 500 m. Au-delà, la semi-variance fluctue autour d'une tendance légèrement croissante qui indique un manque possible de stationnarité de la moyenne. A l'échelle 3 (FIG. 6), on observe l'apparition d'une deuxième portée pour les distance de l'ordre de 3000 m. En outre, la structure en cloche est caractéristique des patrons pseudo-périodiques.

Cette structure à deux portées met en évidence l'existence d'une structuration hiérarchique à deux niveaux. La richesse spécifique fluctue à l'échelle du relevé, soit 75 m, mais s'organise en ensembles autocorrélés de 1000 m de diamètre, ce qui traduit une organisation hiérarchique (ALLEN & STARR, 1982). Les valeurs extrêmes correspondant à des structures écologiques différentes sont distantes de 3000 m.

Organisation spatiale des communautés végétales

L'analyse de l'organisation spatiale des communautés végétales nécessite de faire appel à un descripteur synthétique quantitatif. Celui-ci peut être obtenu a partir d'une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC ; BENZÉCRI *et al.*, 1973), car les coordonnées factorielles issues d'une AFC sont des composantes synthétiques de l'information apportée par la composition floristique des échantillons (AUSTIN, 1985 ; PALMER, 1988 ; BAUDRY, 1992 ; BAUDRY & TATONI, 1993).

Une AFC a été réalisée sur les 126 relevés. La faiblesse relative des valeurs propres sur les trois premiers axes (F1 : 0,39 ; F2 : 0,26 ; F3 : 0,21) indique une absence de groupements bien marqués et donc la présence de gradients floristiques. Les espèces qui présentent les plus fortes contributions, sur l'axe 1, opposent les relevés correspondant aux milieux agricoles et ceux des milieux « naturels », plus particulièrement des garrigues.

Les valeurs négatives concernent des espèces comme *Lactuca scariola, Verbena officinalis, Convolvulus arvensis, Potentilla reptans, Rumex acetosa* ou *Senecio erucaefolius,* qui se développent dans les franges des cultures, les bords des routes et chemins ou les friches herbacées. Vers le pôle positif de cet axe sont regroupées des espèces de garrigues et de formations arbustives sur substrats superficiels, tels que, *Cistus albidus, Brachypodium retusum, Fumana coridifolia, Rosmarinus officinalis* ou *Erica multiflora.*

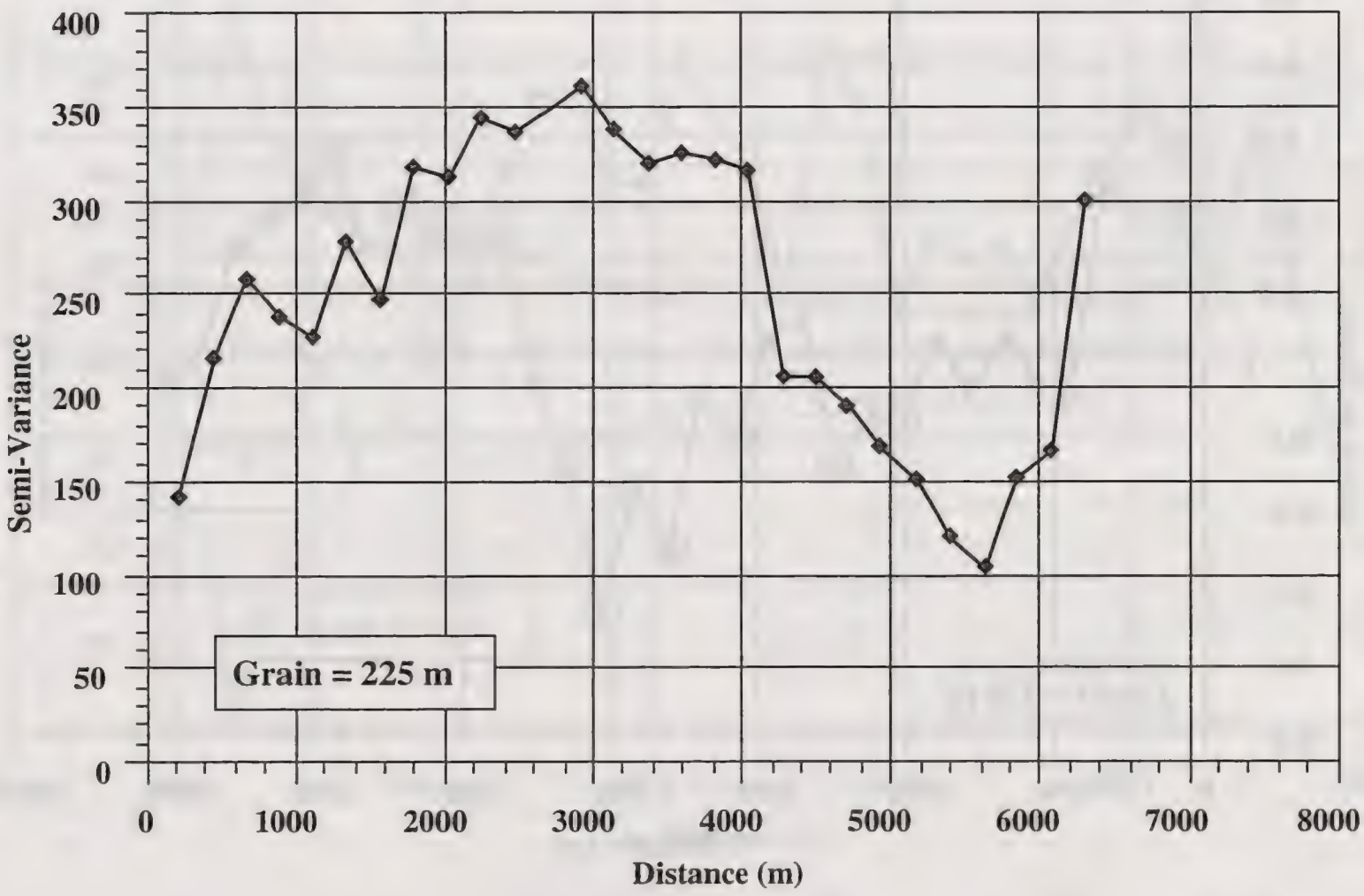


FIG. 6.– Semivariogramme de la richesse spécifique à l'échelle 3.

Semivariogram of the species richness at scale 3.

Source : MNHN

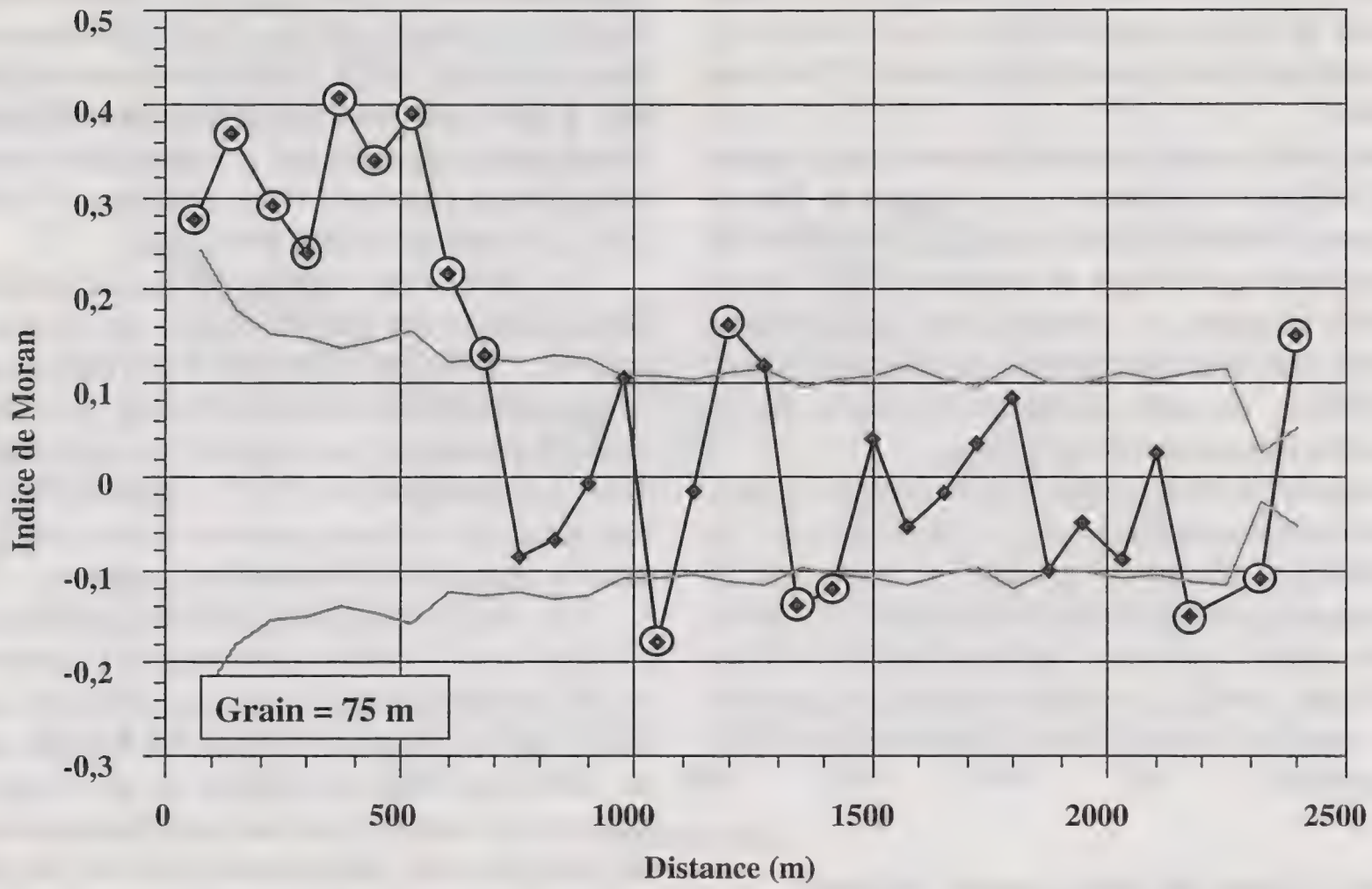


FIG. 7.– Autocorrélogramme à l'échelle 1 des coordonnées des relevés floristiques sur le premier axe d'une AFC. Les points entourés d'un cercle sont significatifs.

Autocorrelogram at scale 1 of the coordinates of the floristic samples on the first axis of a CA. The significant plots are surrounded by a circle.

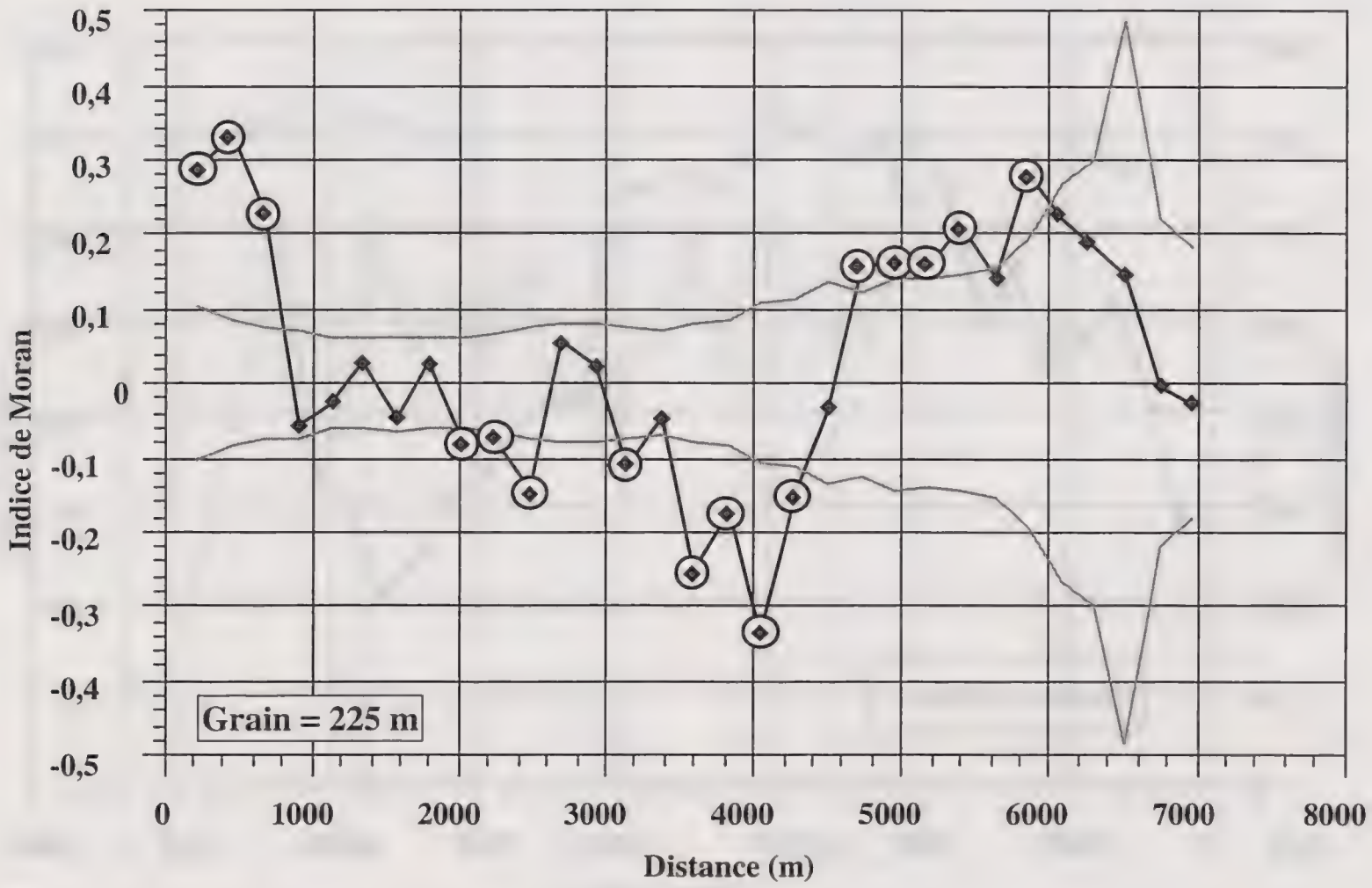


FIG. 8.– Autocorrélogramme à l'échelle 3 des coordonnées des relevés floristiques sur le premier axe d'une AFC. Les points entourés d'un cercle sont significatifs.

Autocorrelogram at scale 3 of the coordinates of the floristic samples on the first axis of a CA. The significant plots are surrounded by a circle.

Source : MNHN

Si l'on caractérise les relevés par la formation dominante de l'échantillon, on observe la séquence suivante : cultures, friches herbacées, ripisylves, friches ligneuses claires, friches ligneuses denses, bois de Chêne pubescent, bois mixtes (pin/chênes), bois de Pin d'Alep, bois de Chêne vert, bois clairs et garrigues.

Cette séquence est très proche de celle d'une succession végétale post-culturale, à l'exception de la position des ripisylves et de celle des bois clairs et garrigues. Une analyse du paysage, qui est hors du cadre de cet article, a montré que cette séquence correspond à l'organisation spatiale du paysage en réponse à un gradient temporel d'abandon des terres agricoles. La logique d'abandon suit une séquence centripète à partir des secteurs les plus proches des collines, couvertes de formations dégradées, vers les zones les plus proches des habitations au centre de la plaine agricole (ROCHE, 1994; ROCHE & TATONI, non publié).

Cet axe, qui représente l'organisation spatiale des grandes structures de végétation, a été retenu pour calculer les indices géostatistiques.

Si l'on considère l'échelle 1 et le premier axe de l'AFC, l'autocorrélogramme de Moran met en évidence une autocorrélation positive pour les classes de distances inférieures à 600 m (FIG. 7). A l'échelle 3, cette structure est combinée à la présence de valeurs négatives significatives pour les classes de distances de l'ordre de 2400 m, puis un deuxième ensemble pour celles de l'ordre de 4000 m. On retrouve une autocorrélation positive pour les classes de distance comprises entre 5000 et 6000 m, dont la significativité doit être pondérée par le faible nombre de couples de points impliqués.

Ces autocorrélogrammes mettent en évidence une structure en taches d'une dimension voisine de 600 m, organisées en ensembles distincts pour des distances de l'ordre de 2400 et 4000 m.

Les semi-variogrammes présentent un effet pépite avec une semi-variance de 0,3 qui indique une variance à une échelle inférieure à la taille de l'échantillon. Les semi-variogrammes montrent l'existence de plusieurs portées. A l'échelle 1, on observe les deux principales portées (300 et 800 m) à deux niveaux de semi-variance (FIG. 9). La lecture à l'échelle 3 révèle l'existence de deux nouvelles portées de semi-variance équivalentes, pour les distances, 2400 et 4000 m (FIG. 10).

Ces semi-variogrammes montrent la présence d'une structure à deux niveaux d'hétérogénéité. Pour le deuxième niveau, il existe 3 portées difficilement interprétables directement.

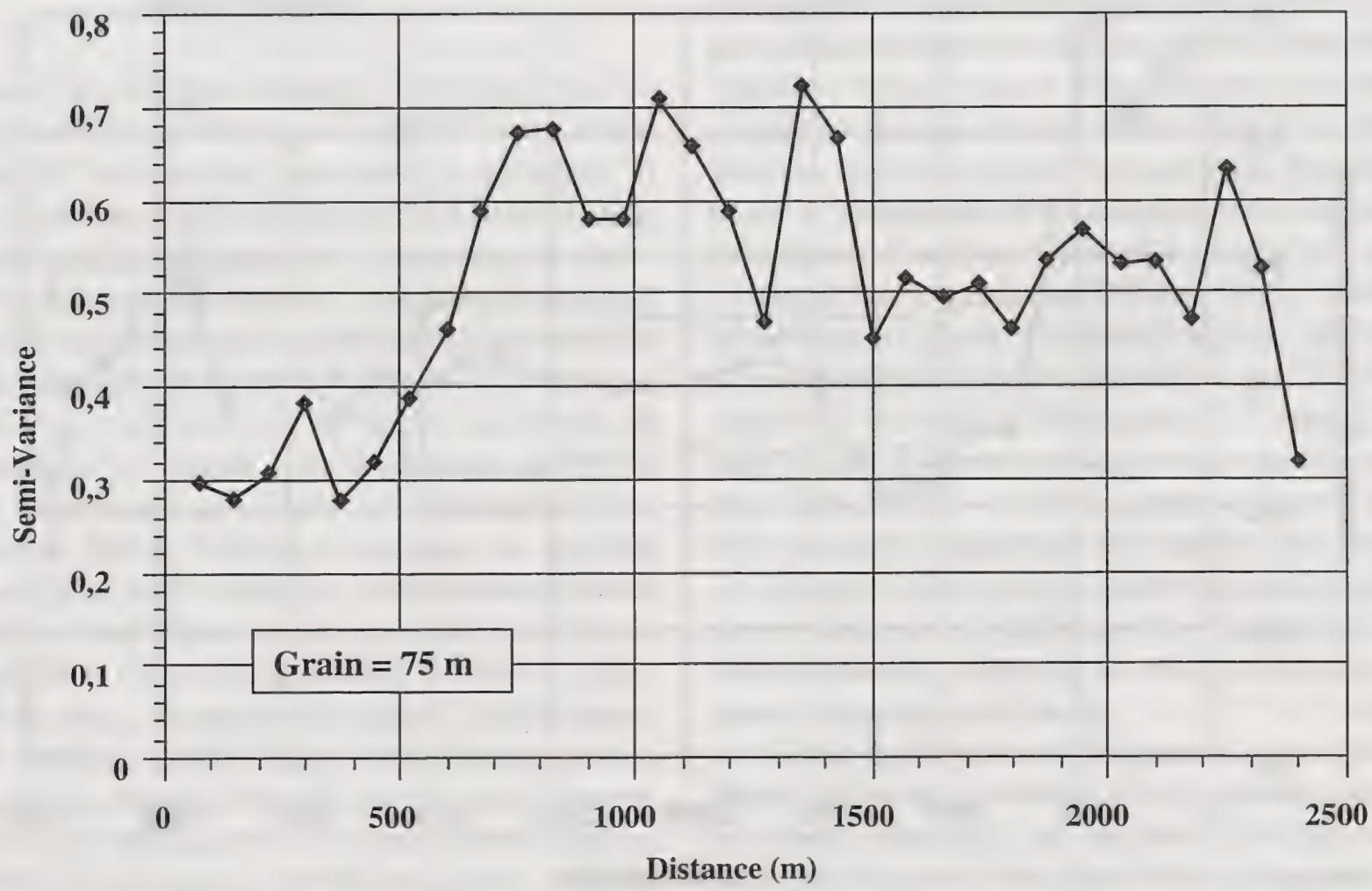


FIG. 9.– Semivariogramme à l'échelle 1 des coordonnées des relevés floristiques sur le premier axe d'une AFC.

Semivariogram at scale 1 of the coordinates of the floristic samples on the first axis of a CA.

Source : MNHN

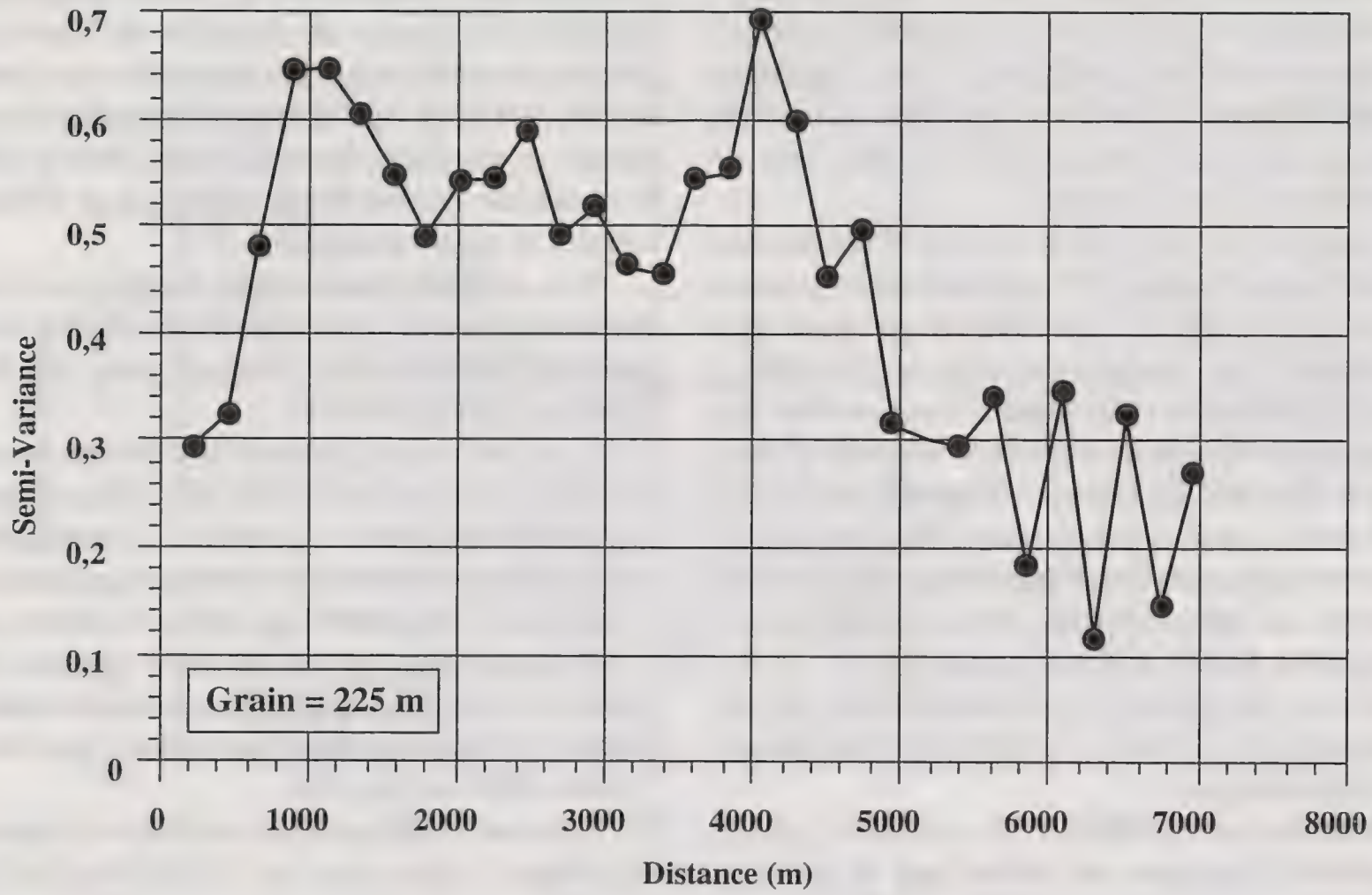


Fig. 10.– Semivariogramme à l'échelle 3 des coordonnées des relevés floristiques sur le premier axe d'une AFC.

Semivariogram at scale 3 of the coordinates of the floristic samples on the first axis of a CA.

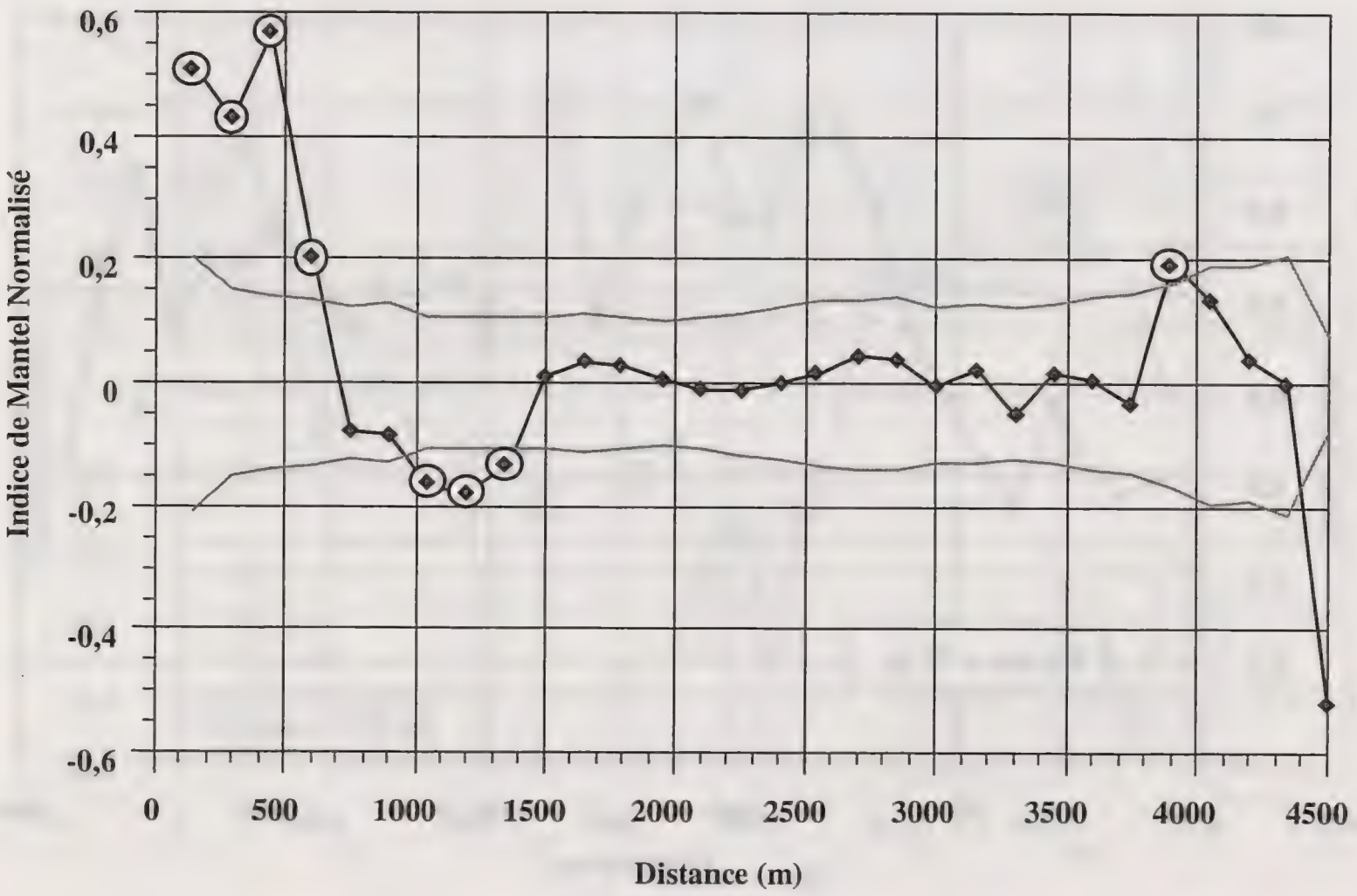


Fig. 11.– Corrélogramme de Mantel à l'échelle 1 calculé à partir des coordonnées des relevés floristiques sur les trois premiers axes factoriels de l'AFC. Les points entourés d'un cercle sont significatifs.

Mantel correlogram at scale 1 computed from the factorial coordinates of the floristic samples on the first three axis of CA. The significant plots are surrounded by a circle.

Source : MNHN

Cette démarche basée sur un seul descripteur, l'axe 1, bien que donnant des résultats cohérents, reste incomplète. Les autres axes factoriels sont également porteurs d'informations sur l'organisation de la végétation et il convient alors d'utiliser une fonction d'autocorrélation pouvant tester l'existence de structures spatiales à partir d'un ensemble multivarié. L'indice de MANTEL (1967) utilise pour données deux matrices de distances, ce qui permet l'utilisation simultanée de plusieurs descripteurs. Une de ces deux matrices peut être une matrice des distances spatiales, la seconde est une matrice de distances multivariées. Cette dernière a été réalisée en prenant en compte les trois premiers axes de l'AFC floristique.

La lecture du corrélogramme de Mantel indique des corrélations positives pour les classes de distances inférieures à 600 m, puis une corrélation négative entre 1050 et 1350 m (FIG. 11). L'approche basée sur le corrélogramme de Mantel confirme l'existence d'une dimension moyenne des taches de végétation de 600 m. Les corrélations négatives indiquent une proximité plus grande des formations différentes que la seule prise en compte du gradient floristique représenté par l'axe 1. La distance correspondant à deux fois la dimension moyenne des taches permet de déduire la présence d'une végétation d'interface.

DISCUSSION

Au regard des résultats obtenus, il apparaît que les méthodes présentées ne sont que partiellement redondantes et que les informations principales se recoupent. A partir d'un échantillonnage aléatoire et spatialement référencé, il a été possible d'apprécier l'existence de structures spatiales au sein des données. Les patrons perçus à partir de la richesse spécifique font ressortir l'existence de deux niveaux d'hétérogénéité : à l'échelle 1, la richesse spécifique fluctue fortement sur de faibles intervalles de distance, tandis qu'à l'échelle 3, un gradient en paliers est perceptible. La richesse spécifique est régionalisée pour des distances de 300 et 1000 m, la longueur du gradient peut être estimée à 3000 - 4000 m. Cette distance correspond à la distance qui sépare les valeurs extrêmes. Il apparaît donc que sur la commune de Le Val, la richesse spécifique présente une organisation spatiale relativement simple. Les échelles spatiales mises en évidence permettent de définir des repères pour des investigations futures. Dans le but d'une cartographie de la biodiversité avec un grain relativement grossier, il conviendra alors d'utiliser un maillage de l'ordre de 1 à 2 ha. A une échelle fine, une maille inférieure à celle utilisée dans cette étude semble indispensable. La recherche d'échantillons indépendants nécessite quant à elle, une dispersion spatiale des échantillons de l'ordre de 1 km.

Un changement de variable permet la perception de nouvelles structures spatiales, ainsi lorsque l'on considère la composition floristique de la végétation. Les patrons spatiaux s'organisent en taches nettes, dont la dimension est proche de 600 m. En considérant les résultats fournis par l'indice de Mantel calculé à partir des trois premiers axes factoriels de l'analyse floristique globale, la distance qui sépare les extrêmes du gradient floristique est de l'ordre de 1200 m. Toutefois cette distance est amenée entre 2400 et 4000 m, si l'on se réfère aux autocorrélogrammes basés sur l'indice de Moran. Le semi-variogramme à l'échelle 3 (FIG. 10) montre la présence de portées multiples pour un même niveau de variance (1000, 2400 et 4000 m). Ceci peut correspondre à deux phénomènes : l'existence de structures anisotropes ou la présence de formations de dimensions différentes (LEGENDRE & FORTIN, 1989).

En intégrant une information plus forte, l'indice de Mantel met en évidence des structures plus petites. Les axes 2 et 3 de l'AFC floristique discriminent les ensembles floristiques propres au secteur agricole qui s'organisent en ensembles de dimension relativement restreinte, tandis que le premier axe factoriel d'une analyse réalisée sur la composition floristique des échantillons oppose les formations végétales des zones naturelles à celles des zones agricoles, et de ce fait concerne des espaces géographiques plus importants.

L'ordination floristique sur l'axe 1, qui présente une structuration floue dans l'espace factoriel (F1 : 0,39), a permis cependant de mettre en évidence une structuration tranchée dans l'espace géométrique. Ce résultat est à considérer au regard des théories d'organisation de la végétation. Selon la théorie du continuum floristique, les espèces se distribuent en fonction de leurs exigences autoécologiques. L'analyse factorielle aboutit presque toujours à l'obtention de gradients (AUSTIN, 1985), à moins de sélectionner les lieux d'échantillonnage selon un critère d'homogénéité et donc d'introduire une discrimination *a priori* des ensembles floristiques. A l'opposé, dans l'espace réel, l'observation de discontinuités floristiques n'est plus à démontrer. L'analyse spatiale permet d'intégrer ces deux approches en permettant l'analyse de l'hétérogénéité. La variance est décomposée dans l'espace géographique et permet de ce fait de distinguer les similitudes résultant de phénomènes de voisinage, de celles résultant de comportement écologiques similaires.

Il est également envisageable, sous toute réserve quant à la proportionnalité des gradients spatiaux et des gradients factoriels, de mesurer la distance physique moyenne séparant deux structures de végétation déterminées dans l'espace factoriel. Cet aspect peut être important dans le cadre de recherches portant sur les flux biologiques entre taches. Ces flux sont dans leur grande majorité proportionnels à la distance, l'exemple le plus évident étant la décroissance du nombre de propagules

Source : MNHN

en fonction de la distance à la source (JOHNSON *et al.*, 1981 ; DEBUSSCHE *et al.*, 1982 ; AUGSPURGER & FRANSON, 1987 ; JOHNSON, 1988). Certains modèles en métapopulation stipulent que les flux d'espèces entre populations « isolées » sont fonction de la distance qui les séparent (VERBOOM *et al.*, 1991 ; HANSKI & THOMAS, 1994). La prise en compte des autocorrélations spatiales peut permettre d'estimer la distance maximale d'échange entre populations et donc de déterminer les limites spatiales d'une métapopulation. Cet apport d'information semble intéressant, d'autant que les modèles courants sont a-spatiaux et donc difficilement transposables à des paysages réels (HANSKI & GILPIN, 1991).

Les dimensions mises en évidence, ici, trouvent en grande partie une explication dans l'organisation géographique de la commune de Le Val ; la distance qui sépare les valeurs extrêmes semble correspondre à celles qui sépare les zones collinéennes des secteurs de plaine, et celle de la structure pseudo-périodique à la largeur de la plaine agricole. Ces structures en taches traduisent l'existence au point de vue floristique de discontinuités marquées. Il sera nécessaire d'acquérir de nouvelles données, afin de répondre à deux hypothèses complémentaires : i) soit les patrons de végétation découlent de l'organisation de l'espace marqué par les agrosystèmes, ii) soit les communautés végétales se structurent naturellement en taches sous l'action de processus biologiques.

L'approche multi-échelle permet une compréhension hiérarchique de l'organisation spatiale. En effet, dans le cas de la richesse spécifique, les corrélogrammes à l'échelle 1 indiquent de très fortes fluctuations des valeurs pour des distances rapprochées (FIG. 3, 5 et 9). Cependant ces fluctuations sont comprises entre les bornes définies par l'autocorrélation qui apparaît pour les distance inférieures à 600 m à des échelles plus grandes (FIG. 4, 6 et 10). Ainsi, il est possible d'appréhender l'existence d'une organisation spatiale en taches qui corresponde à une structure hiérarchique (ALLEN & STARR, 1982), mais également à une estimation de l'hétérogénéité intra-tache. Ces résultats vont dans le sens de PALMER (1988) qui utilise la dimension fractale déduite des semi-variogrammes pour détecter les changements d'échelles de différentes communautés végétales. La mise en parallèle de plusieurs méthodes d'analyse et l'approche multi-échelle fait également ressortir le fait que la méthode choisie n'est pas neutre et conditionne en partie les résultats obtenus (ALLEN & HOEKSTRA, 1989). Il est alors préférable de combiner, dans les limites du possible, plusieurs approches d'un même problème afin de limiter les artefacts méthodologiques.

Il ressort de ces deux séries de résultats tout l'intérêt de la prise en compte de la position spatiale des échantillons : non seulement pour l'analyse écologique en tant que telle, mais aussi pour considérer la dimension spatiale comme un facteur écologique à part entière ou bien en tant que préalable à l'optimisation d'une stratégie d'échantillonnage.

REMERCIEMENTS

Ce travail a put être réalisé avec le soutien financier de la commune de Le Val et de la Fondation de France, dans le cadre du programme : « Les territoires dégradés, quelles solutions ? ». La commune de Le Val a été l'objet d'une étude portant sur les systèmes en terrasses de cultures.

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN, T.F.H. & STARR, TH B., 1982.– *Hierarchy : perspectives for ecological complexity.* The university of Chicago press, Chicago and London : 310 p.

ALLEN F.H. & HOEKSTRA T.W., 1991.– Role of heterogeneity in scaling ecological systems under analysis. *Ecological heterogeneity* (n° 86). *In* : KOLASA J. & PICKETT S.T.A. (eds), Springer Verlag, ecological studies, New York : 47-68.

AUBERT, G., 1967.– Les groupements végétaux à *Erica multiflora* L. dans la région de Correns - Le Val (Var). *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 39 Marseille : 13-24 + 1 tabl.

AUGER, P., BAUDRY, J. & FOURNIER, F., 1992.– *Hiérachies et échelles en écologie.* Naturalia public : 300 p.

AUGSPURGER, C. K. & FRANSON, S. E., 1987.– Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area, and morphology. *Ecology,* 68 : 27-42.

AUSTIN, M. P., 1985.– Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.,* 16 : 39-61.

BAUDRY, J., 1992.– Dépendance d'échelle, d'espace et de temps dans la perception des changements d'utilisation des terres. *In* : P. AUGER, BAUDRY J. & FOURNIER F. (eds), *Hiérarchies et échelles en écologie.* Naturalia public. : 101-114.

BAUDRY, J., 1992.– Introduction générale.*en écologie. In* : AUGER P., BAUDRY J. & FOURNIER F. (eds), *Hiérarchies et échelles* Naturalia Public., 9-17.

BAUDRY, J. & TATONI, T., 1993.– Changes in landscape patterns and vegetation dynamics in Provence, France. *Land. Urb. Plann.*, 24 : 155-159.

BENZÉCRI, J. P. *et al.*, 1973.– *L'analyse des données, T. II : L'analyse des correspondances.* Dunod Ed., Paris : 619 p.

BURROUGH, P. A., 1987.– Spatial aspects of ecological data. *Data analysis in community and landscape ecology. In* : JONGMAN R.H. *et al.* (eds), Pudoc, Den Hagg. 213-251.

CARLILE, D. W., SKALSKI, J. R., BATKER, J. E., THOMAS, J. M. & CULLINAN, V. I., 1989.– Determination of ecological scale. *Land. Ecol.*, 2 : 203-213.

CLIFF, A. D. & ORD, J. K., 1973.– *Spatial autocorrelation.* Pion, London : 175 p.

CLIFF, A. D. & ORD, J. K., 1981.– *Spatial processes : models and applications.* Pion, London : 266 p.

CRESSIE, N. A. C., 1991.– *Statistics for spatial data.* Wiley & Sons : 900 p.

DAVIS, J. C., 1986.– *Statistics and data analysis in geology.* 2nd ed. John Wiley & sons, New York.

DEBUSSCHE, M., ESCARRÉ & J., LEPART, J., 1982.– Ornithochory and plant succession in mediterranean abandoned orchards. *Vegetatio,* 48 : 255-266.

Source : MNHN

FORMAN, R. T. T. & GODRON, M., 1986.– *Landscape Ecology.* John Wiley & Sons, New York : 619 p.

GEARY, R. C., 1954.– The continuity ratio and statistical mapping. *Incorp. Statist.*, 5 : 115-145.

GOODALL, D. W., 1974.– A new method for analysis of spatial patterns by random pairing of quadrats. *Vegetatio,* 29 : 135-146.

GREEN, R. H., 1979.– *Sampling design and statistical methods for environmental biologists.* John Wiley & Sons, New York.

GREIG-SMITH, P., 1952.– The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Annals of botany, New Series*, 16 : 293-316.

HAGGETT, P., CLIFF, A. & FREY, A., 1977.– *Locational analysis in human geography.* Edward Arnold, London.

HANSKI, I. & GILPIN, M., 1991.– Metatpopulation dynamics : bierf history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.,* 42 : 3-16.

HANSKI, I. & THOMAS, D., 1994.– Metapopulation dynamics and conservation : a spatially explicit model applied to butterflies. *Biol. Conserv.* (sous presse)

HARPER, J. L., 1977.– *Population biology of plants.* Academic press, London.

HILL, M. O., 1973.– Reciprocal averaging : an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.,* 61 : 237-249.

JOHNSON, W. C., 1988.– Estimating dispersibility of *Acer, Fraxinus* and *Tilia* in fragmented landscapes from patterns of seedling establishment. *Landscape Ecol.*, 1 (3).

JOHNSON, W. C., SHARPE, D. V., DEANGELIS, D. L., FIELDS, D. E. & OLSON, R. J., 1981.– *Modelling seed dispersal and forest island dynamics. Forest islands dynamics in man dominated landscapes.* Springer-Verlag, New-York : 215-239.

JONGMAN, R. H. G., TER BRAAK, C. J. F. & VAN TONGEREN, O. F. R., 1987.– *Data analysis in community and landscape ecology.* PUDOC, Wageningen : 299 p.

KERSHAW, K. A., 1957.– The use of cover and frequency in the detection of pattern in plant communities. *Ecology,* 38 : 291-299.

LAVAGNE, A. & MOUTTE, P., 1980.– Commentaires de la carte phytosociologique de Draguignan au 1/100 000°. *Rev. Biol. Ecol. Médit.,* 7 : 265-312 + 1 carte.

LEFEUVRE, J.-C. & BARNAUD, G., 1988.– Ecologie du paysage : mythe ou réalité ? *Bull. Ecol.*, 19 : 493-522.

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1984.– *Ecologie numérique 2. La structure des données écologiques.* Masson, Paris : 335 p.

LEGENDRE, P. & FORTIN, M-J, 1989.– Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio,* 80 : 107-138.

MANTEL, N., 1967.– The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27 : 209-220.

MATHERON, G., 1971.– *The theory of regionalized variables and its applications.* Les cahiers du Centre de Morphologie Mathématique de Fontainebleau, ENSMP.

MORAN, P. A. P., 1950.– Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika,* 37 : 17-23.

MORRIS, D. W., 1987.– Ecological scale and habitat use. *Ecology,* 68 : 362-369.

MORRIS, D. W., 1984.– Patterns and scale of habitat use in two temperate-zone, small mammal faunas. *Can. J. Bot.*, 62 : 1540-1547.

ODEN, N. L., 1984.– Assessing the significance of a spatial correlogram. *Geogr. Anal.,* 16 : 1-16.

ODEN N.L. & SOKAL R.R., 1986.– Directional autocorrelation : an extension of spatial correlograms to two dimensions. *Syt. Zool.*, 34 : 608-617.

O'NEILL R.V., DE ANGELIS D.L., WALDE J.B. & ALLEN T.H.F., 1986.– *A hierarchical concept of ecosystems.* Princeton University Press : 253 p.

O'NEILL R.V., KRUMMEL J.R., GARDNER R.H., SUGIHARA G., JACKSON B., DEANGELIS D.L., MILNE B.T., TURNER M.G., ZYGMUNT B., CHRISTENSEN S.W., DALE V.H. & GRAHAM R.L., 1988.– Indices of landscape pattern. *Land. Ecol.,* 1 : 153-162.

PALMER M.W., 1988.– Fractal geometry : a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio,* 75 : 91-102.

ROCHE, PH, 1994.– *Structuration de la végétation et organisation du paysage : approche spatiale et hiérarchique.* Université de Provence, Thèse de doctorat en sciences, Marseille : 217 p.

SHUGART H.H., 1990.– Ecological models and the ecotone. *The ecologic and managment of aquatic-terrestrial ecotones. In* : NAIMAN R.J. & DÉCAMPS H. (eds), Parthenon publishing, London : 23-26.

SOKAL, R. R., 1986.– Spatial data analysis and historical processes. *Data analysis and informatics, IV. Proc. Fourth. Int. Symp. Data Anal. Informatics. In* : DIDAY E. *et al.* (eds), Versailles, France. Holland, Amsterdam : 29-43.

SOKAL, R. R. & ODEN, N. L., 1978.– Spatial autocorrelaltion in biology 1. Methodology. *Biol. J. Limn. Soc.,* 10 : 199-228.

TURNER, M. G. & GARDNER, R. H., 1991.– *Quantitative methods in landscape ecology (N° 82).* Springer Verlag, Ecological studies, New York : 536 p.

VERBOOM, J., SCHOTMAN, A., OPDAM, P. & METZ, J. A. J., 1991.– European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape. *Oikos,* 61 : 149-156.

WEBSTER R. & BURGESS T.M., 1983.– Spatial variation in soil and the role of kriging. *Agri. Water Manag.,* 6 : 111-122.

WIENS, J. A., 1989.– Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.*, 3 : 385-397.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Many ecological models consider that neighbour elements are influenced by similar processes. Thus studying the spatial structure of ecological data is of prime interest for a correct interpretation of data. This study can be conceived with two main aims : on the one hand, in order to characterise spatial patterns, on the other hand, to quantify spatial interactions and take its as an ecological factor.

Beyond the spatial autocorrelation resulting of closely related processes, one must be careful in order to detect spatial links provided by inappropriate sampling design. Only methods which allow the quantification of spatial patterns in a pre-sampling stage could hinder a majority of problems linked to ecological data.

Considering that, the aims of this paper is to promote the use of a systematic consideration of space in ecological analysis. Too often space have been underconsidered in ecology, i.e. the central concept of ecology, the ecosystems, is obviously a-spatial. The analysis and the modelling of the true complexity of ecological systems cannot be achieved without taking into account the topological dimension.

Anyway, the research field of an ecology considering space as an ecological factor is to be occupied by landscape ecology, which integrate these ideas in its key-concepts.

Analysis methods

A brief review of some methods allowing spatial quantification is done, I present three of the more used methods : autocorrelation, semi-variance and Mantel test, but it does exist less used methods, like periodograms, Fourrier transform, spatial canonical correspondence analysis or fractals.

The autocorrelation allows to quantify the correlation between samples spatially (or temporally) located. The data can be

Source : MNHN

quantitative or semi-quantitative. One want to determine if the values of a variable depend on the values of distant measures. The Moran's «I» and the Geary's « c » are the more common indices.

The Mantel's test is related with autocorrelation, but it allows the correlation between two data matrix ; one can be a spatial distance matrix and the other one, an ecological distance matrix. This index enables the use of distance between samples in an multivariable space (i.e. multivariate analysis eigenvectors).

The semivariance was formerly designed by geologist for mine prospecting. It allows the analysis of data even if the data are not stationary. It can be used also in order to optimise interpolation between sample sites by the use of krikeage methods.

Applications

The study site is located in southern France, more precisely in the Var (83) department, near the town of Brignoles. The Le Val commune was chosen because it is particularly representative of the socio-economical and of the ecological context of low Provence. The sampling design is constituted by 126 floristic relevés randomly done within a landscape matrix, with a grid cell dimension of 75 x 75 meters.

The geostatistical methods used allowed to detect the existence of different spatial patterns.

On the one hand, if one consider the biodiversity (the species richness), it appears fuzzy patches of 600 - 1000 meters wide included in a greater species richness gradient of 3000 - 4000 meters length.

On the other hand, if one consider floristic composition of plants assemblages, it is possible to identified more sharply differentiated patches with a width close to 600 meters. Very different vegetation patches are separated by 1200 meters according to Mantel test or 2400-4000 meters according to autocorrelation and semivariance. These differences can be explained by the nature of the variables considered. I compute autocorrelation and semivariance on the coordinates of samples along the first axis of a correspondance analysis (CA). Mantel's test was done on the first three axis of the same CA.

The first axis represents a wide vegetation gradient, from cultures to forest, while the two following axes identify floristic sets linked to cultures and thus are more spatially restricted.

The patch structure show up the evidence of floristic discontinuity, which must be explained further. They can result of the spatial structure of human activity (agriculture) or/and of natural processes (dispersion, mesological constraints...). The spatial patterns identified can also be compared with the geomorphological structure of the Le Val commune. The distance between the two opposed floristic sets is closed to the distance between hilly area and the flood plain.

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (1) 1995 : 33-40

L'AIRE ÉCOLOGIQUE DU CHÂTAIGNIER (*CASTANEA SATIVA* MILL.) EN CÉVENNES*

Marie-Thérèse ARNAUD[1] et Michel-Ange BOUCHET[2]

[1]C.E.R.P.A.M., 71 bis chemin de Lopy - 84000 Avignon
[2]C.E.F.E.- C.N.R.S., 1919 route de Mende BP 5051 - 34033 Montpellier cedex 1

SUMMARY
(original scientific paper)

*DISTRIBUTION AREA OF SWEET CHESTNUT (*Casatanea sativa *Mill.) in the CÉVENNES.*

From various studies carried out on chestnut woodland in the Cevennes by the authors, particulary those addressing the autecology and regeneration of sweet chesnut, as well as the colonizing abilities of other tree species, the authors determine the distribution area in which chesnut, formerly cultivated but now gone wild, can survive without any human intervention.

KEY WORDS : *Castanea Sativa* - Cévennes - Ecological area.

RÉSUMÉ
(travail original)

Différentes approches de la dynamique du châtaignier ont été réalisées : des inventaires concernant l'état des peuplements actuels, des études stationnelles pour suivre l'évolution diachronique des châtaigneraies abandonnées, des études expérimentales sur le terrain et en laboratoire (étude de la régénération) afin de déterminer les seuils de tolérance du châtaignier et du Chêne pubescent vis-à-vis des deux facteurs discriminants pour le développement des plantules de ces deux espèces. A partir de ces travaux ainsi que des possibilités de colonisation de la châtaigneraie par d'autres essences, les auteurs déterminent l'aire dans laquelle le châtaignier, qui a été planté, peut se maintenir en dehors de toute intervention humaine.

MOTS CLÉS : *Castanea Sativa* - Cévennes - Aire écologique.

INTRODUCTION

En Cévennes, le châtaignier (*Castanea sativa* Mill.) a été considérablement étendu par l'homme entre 150 et 1000 mètres d'altitude. Sa réintroduction en Cévennes est certainement due aux romains. Les résultats de différents travaux avaient montré que le châtaignier aurait été planté d'abord sur l'aire d'espèces plus alticoles (de BEAULIEU & PONS, 1978) où il se serait en partie maintenu, et, ensuite, essentiellement sur l'aire des caducifoliés (PONS & VERNET, 1971 ; PONS, 1981 ; GALZIN, 1986). Son aire géographique a subi plus tard diverses phases d'extension et de régression liées aux fluctuations des populations humaines (PONS, 1990). C'est surtout depuis l'époque médiévale que sa présence est constante dans les parties méridionales du Massif Central (de BEAULIEU, PONS & REILLE, 1988). Sa surface maximale d'occupation des sols se situe au milieu du 19ème siècle, période marquant le début d'une déprise rurale qui s'est poursuivie jusqu'à aujourd'hui. La châtaigneraie non entretenue a, de ce fait, été soumise aux maladies ainsi qu'à la concurence des autres ligneux. Sa dynamique est devenue de plus en plus dépendante des processus naturels liés aux conditions écologiques. Certains auteurs ont alors évoqué la disparition

* Manuscrit reçu le 18 janvier 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 3 juillet 1995

Source : MNHN

probable de la châtaigneraie (GIMILIO, 1971 ; PITTE, 1986). Dans la plupart des travaux, la châtaigneraie est considérée comme un faciès appartenant aux séries des chênes caducifoliés (CARLES, 1951 ; DUPIAS, 1973, CHEVASSUT & PRIVAT, 1976) ou à celles du chêne vert (GIMILIO, 1971 ; COUTEAUX 1974, 1975).

On constate actuellement qu'en dehors de toute intervention humaine il existe de nombreuses situations où le châtaignier se régénère, colonise des parcelles dans lesquelles il n'était pas cultivé et constitue des peuplements forestiers qui se maintiennent, en particulier sur les sols ne présentant pas de déficit hydrique pendant l'été (ARNAUD, 1982).

L'objectif de nos recherches était de connaître les conditions de milieu favorables au châtaignier et de délimiter sa place potentielle par rapport à celle des autres essences arborescentes.

HYPOTHÈSES

Un ensemble d'études historiques, géographiques et phytoécologiques effectuées en Europe et autour du bassin méditerranéen (MORANDINI, 1958, PONS & VERNET, 1971 ; QUÉZEL, BARBÉRO & AKMAN, 1980 ; LAVAGNE & MOUTTE, 1974) montrent que la limite inférieure de l'aire du châtaignier est liée aux risques de sècheresse climatique estivale et que sa limite supérieure est corrélée aux risques de gel. A l'intérieur de ces limites, qui correspondent en Cévennes aux seuils altitudinaux de 250 et 900 mètres (ROUSVOAL, 1973 ; ARNAUD, 1981), l'aire écologique du châtaignier représente l'ensemble des conditions favorables à son maintien et à sa régénération. On sait, par ailleurs, que la croissance du châtaignier dépend fortement de l'humidité de la station (BERTHIER, 1984). Les éléments nécessaires à la délimitation de cette aire doivent montrer :

1) qu'il existe un ensemble de conditions (combinaisons de facteurs abiotiques) permettant la germination des graines puis le développement des plantules.
2) que ces milieux sont plus favorables au châtaignier qu'aux autres essences présentes ou susceptibles d'être concurrentes dans la même tranche d'altitude.
3) que la châtaigneraie est caractérisée par un cortège floristique particulier.

MÉTHODE D'ÉTUDE

Plusieurs approches ont été effectuées successivement et à différents niveaux d'échelle :

1) un inventaire de 620 relevés (ARNAUD, 1987) couvrant l'ensemble des Cévennes et prenant en compte :
– la composition floristique totale du groupement en distinguant pour les ligneux hauts les différentes formes biologiques (arbre, rejet, arbuste, drageon, plantule) ;

– 19 variables témoignant des conditions du milieu (topographie, mésoclimat, sol) et du niveau d'artificialisation des stations. Ces données ont été traitées de manière globale par une Analyse Factorielle des Correspondances permettant l'élaboration d'une typologie des groupements en relation avec les conditions du milieu. Ces types ont pu être caractérisés floristiquement (étude des groupes écologiques et analyse phytosociologique). Puis, une étude des profils écologiques (fréquences absolues et relatives) des différentes formes biologiques des essences arborescentes en fonction des variables du milieu a été effectuée. Cette méthode, issue de la théorie de l'information (GODRON, 1968 ; GUILLERM, 1969), a également conduit à calculer le profil de chaque variable et son entropie H (L) ainsi que l'information espèce-variable I (L,E). Les liens entre les variables ont été recherchés par l'étude de tableaux de contingence. Il a été alors possible d'ordonner les variables en fonction de leur activité sur l'abondance des différentes formes biologiques des espèces arborées. Pour les plus discriminantes, des tris successifs par classe constante ont été effectués lorsque ces variables étaient indépendantes. On a ainsi obtenu une hiérarchie des facteurs qui expliquent la répartition des régénérations naturelles de châtaigniers (semis et arbustes). Ces approches ont permis de cerner les grands ensembles de milieux où la dynamique de la végétation paraît plus favorable au châtaignier qu'aux autres espèces arborescentes ; elles ont été complétées par une analyse de l'évolution, entre 1900 et 1989, de parcelles de châtaigniers situées dans neuf lieux-dits cévenols (ARNAUD, 1991).

2) des études diachroniques et à grande échelle de la régénération dans des stations situées dans les milieux les plus favorables au châtaignier. L'objectif était d'une part de suivre l'évolution du nombre de plantules pendant plusieurs années (6 ans) dans différents vergers abandonnés (ARNAUD, 1987), d'autre part de cerner l'effet des microfacteurs dans la distribution, l'abondance et le développement des plantules (BOUCHET, 1993) par un suivi pendant trois ans.

3) une étude comparative (BOUCHET, 1993) des stratégies de développement du châtaignier et du chêne pubescent, bien que cette espèce soit peu représentée en Cévennes (MANDIN, 1984 ; ARNAUD, 1987). Elle avait pour but de déterminer le rôle de deux variables

Source : MNHN

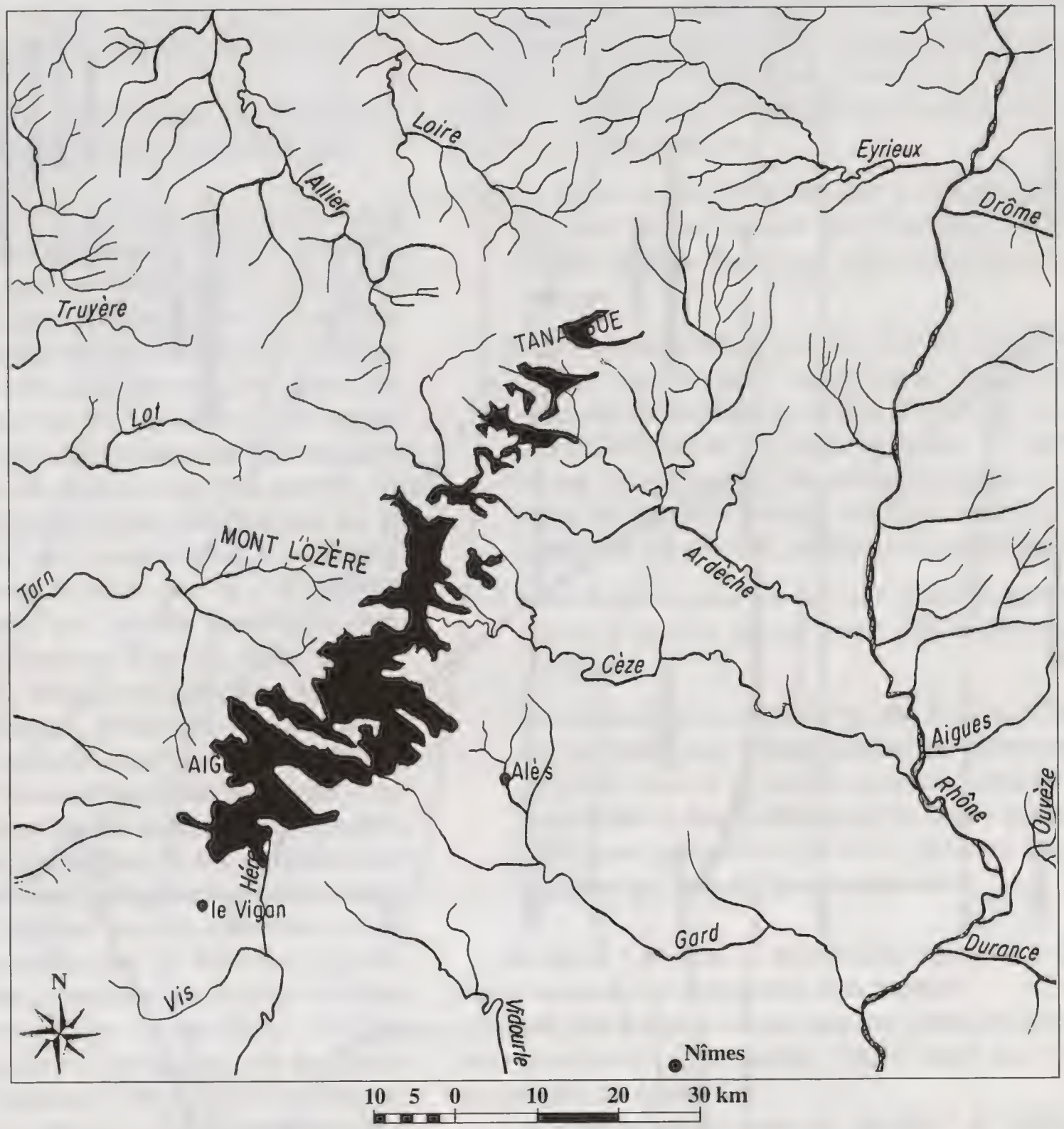


FIG. 1.– Aire où les conditions écologiques sont optimales au Châtaignier.

Area of optimal ecological conditions for Chesnut.

■ Aire écologique du châtaignier dans les Cévennes.

■ *Ecological area of Chesnut in the Cévennes.*

conditionnant la survie des deux espèces dans les jeunes stades : la disponibilité en eau et l'éclairement (FERREL, 1953, GRIME & JEFFREY, 1965 ; STROTHMANN, 1967 ; GRIME & JARVIS, 1967 ; MACGEE, 1986 ; ARNAUD, 1987 ; PRITCHARD & MANGER, 1990). Elle a été effectuée grâce à des expériences en conditions contrôlées par des semis de glands et de châtaignes.

– dans des parcelles situées en milieux naturels analysées par la méthode de BECKER (1979) et suivies par la technique de diazotypie (FRIEND, 1961) en ce qui concerne la lumière ;

– en laboratoire dans des bacs de 1 mètre de profondeur selon différents niveaux d'arrosage et d'éclairement.

RÉSULTATS

La typologie des groupements à châtaigniers montre qu'il est possible de distinguer des séries de végétation évoluant vers la châtaigneraie (FIG. 2), dans les conditions mésoclimatiques où les caractères de méditerranéité sont très atténués ou dans des stations très humides situées à basse altitude, ces dernières peuvent être rapprochées de celles décrites dans les Maures (LAVAGNE & MOUTTE, 1974) ou en Corse (GAMISANS, 1975) à l'étage supraméditerranéen. En dehors de ces conditions, les forêts de châtaigniers représentent des faciès qui, à basse altitude se rattachent aux séries supraméditerranéennes du Chêne vert décrites par CARLES (1951), DUPIAS (1973), GAMISANS (1975), LOISEL (1971) ainsi qu'aux séries du chêne pubescent distinguées par OZENDA (1975).

Source : MNHN

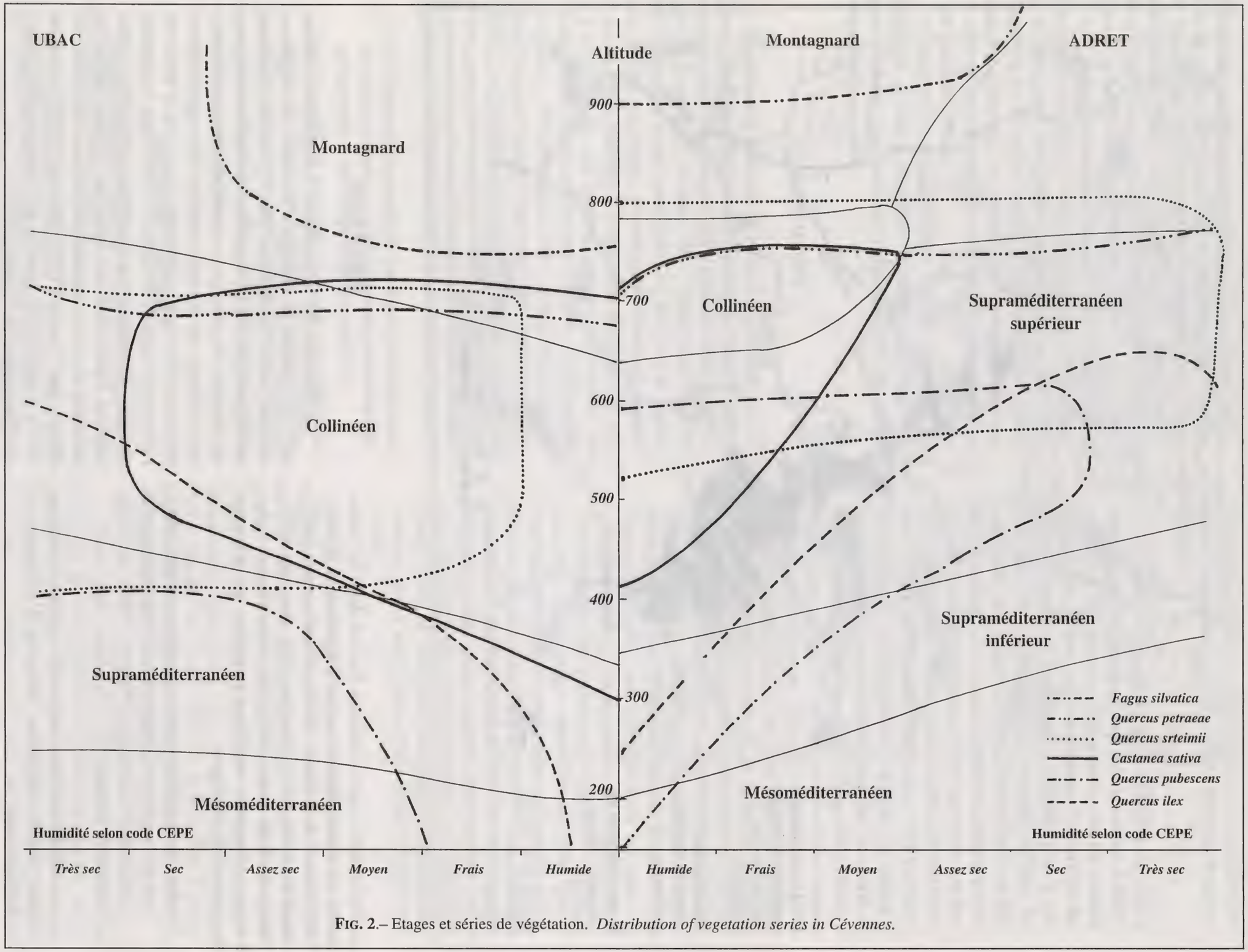


FIG. 2.– Etages et séries de végétation. *Distribution of vegetation series in Cévennes.*

Source : MNHN

L'analyse des structures et de la composition floristique des groupements actuels confirme que la surface géographique occupée par le châtaignier a surtout été agrandie vers le bas.

L'étude des lieux-dits a montré que, quelle que soit l'altitude, c'est dans les vallons que la châtaigneraie se maintient le plus longtemps.

Les résultats issus de la méthode des profils écologiques mettent en évidence différentes aires incluses les unes dans les autres : aire de culture, aire où le châtaignier se maintient par voie végétative, aire où il se régénère par semis. On trouve des germinations de châtaignier dans tous les relevés ayant été effectués entre 200 et 900 mètres d'altitude, ce qui témoigne d'une grande plasticité de l'espèce qui se reproduit par voie sexuelle sur la quasi totalité de son aire de plantation. En revanche, l'abondance des jeunes châtaigniers, et, en particulier des arbustes, varie positivement avec l'humidité stationnelle (selon le code du C.E.P.E., 1968), I(L,E) = 0,086 ; il s'agit d'une variable synthétique combinant un ensemble de facteurs dont les effets se compensent. Il s'agit des facteurs édaphiques, topographiques, mésoclimatiques, ainsi que les conditions stationnelles (I(L,E) = 0,069 pour le couvert arborescent). Dans chaque classe d'humidité constante c'est ensuite la date d'abandon qui est déterminante (I(L,E) = 0,063) ; en effet, les châtaignes et les arbustes sont généralement éliminés sur les parcelles entretenues. C'est dans les zones fraîches que les plantules sont les plus nombreuses et, en particulier, au bord des ruisseaux et sur les sols profonds comportant un horizon inférieur compact et hydromorphe. Dans ces conditions, le verger se transforme en pépinière à châtaignier, où les jeunes individus recouvrent totalement la surface du sol les premières années suivant l'abandon de l'exploitation de la parcelle. Les substrats les plus rapidement colonisés sont les schistes et les gneiss. Le maximum de régénération est obtenu pour les stations situées entre 400 et 600 mètres d'altitude et généralement à l'ubac ; au-dessous de 350 mètres d'altitude, les germinations sont abondantes mais peu de semis se développent.

L'étude à grande échelle a montré que les creux (microtopographie) jouent un rôle important dans la répartition des semis et de leur survie. C'est l'humidité, réglée par la litière, qui conditionne la reproduction par graines du châtaignier dans les premiers stades ; le taux de survie dépend de l'humidité microstationnelle et de la teneur en eau du sol. Le développement des jeunes individus devient ensuite fortement dépendant de l'éclairement.

La présence et l'abondance de jeunes individus des autres espèces arborées dans la châtaigneraie ont été analysées en fonction des mêmes variables. Il est apparu que les essences arborescentes se partagent le territoire en fonction de cinq grands facteurs qui, par ordre d'activité décroissante, sont : l'altitude, la situation géographique (en liaison avec le mésoclimat), l'exposition, le substrat, la situation topographique. Des diagrammes de dispersion, réalisés simultanément pour toutes les espèces ont permis de délimiter des zones de contact entre le châtaignier et les autres espèces :

- au niveau supérieur de son aire le châtaignier colonise souvent les mêmes parcelles que le bouleau (*Betula pendula* Roth.) qui, plus héliophile, ne persiste pas ;
- au niveau inférieur de son aire, il existe une zone de contact avec le chêne vert (*Quercus ilex* L.) située entre 400 et 500 mètres d'altitude en ubac et entre 450 et 750 mètres d'altitude en adret ; à l'intérieur de ces limites le chêne vert occupe toujours les sols les moins épais sur schistes ainsi que sur les stations situées sur les substrats granitiques ou gréseux ;
- l'aire du châtaignier touche celle du chêne pubescent dans les stations d'ubac entre 350 et 500 mètres d'altitude.
- au centre de son aire, il existe peu de jeunes individus de chênes qui correspondent à un hybride entre le chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.), bien identifiable à haute altitude, et le chêne pubescent (*Quercus pubescens* Wild.), présent à basse altitude ; il s'agit de *Quercus streimii.*

La figure 3 résume la distribution relative des différentes essences en fonction des deux facteurs.

Toutefois il faut souligner que ces plantules sont toujours présentes sur les stations d'adret ainsi que sur les sols les plus perméables.

Les expériences de semis de glands et de châtaignes en milieux naturels montrent que le taux de survie du châtaignier est significativement plus élevé que celui du chêne pubescent sur schiste. Ces simulations montrent également que le chêne pubescent peut être compétitif vis-à-vis du châtaignier sur granit ; cependant, la germination semble être limitée par la litière de châtaignier. Dans toutes les stations, un couvert arboré dense est favorable au châtaignier (41,3 % de survie en moyenne) alors qu'il est limitant pour le chêne pubescent (16,8 % en moyenne). Dans les stations, situées dans les mêmes milieux, mais où le couvert arboré est faible, le taux de survie moyen des jeunes chênes est de 23,4 %. La comparaison pour les deux espèces de la germination et du développement des semis en bacs a fourni les mêmes résultats en ce qui concerne l'effet de la lumière. Enfin l'étude du développement des plantules avec contrôle de la disponibilité en eau fait apparaître que la dynamique aérienne du châtaignier est plus forte que celle du chêne pubescent ; les résultats sont inversés en ce qui concerne la dynamique souterraine.

Source : MNHN

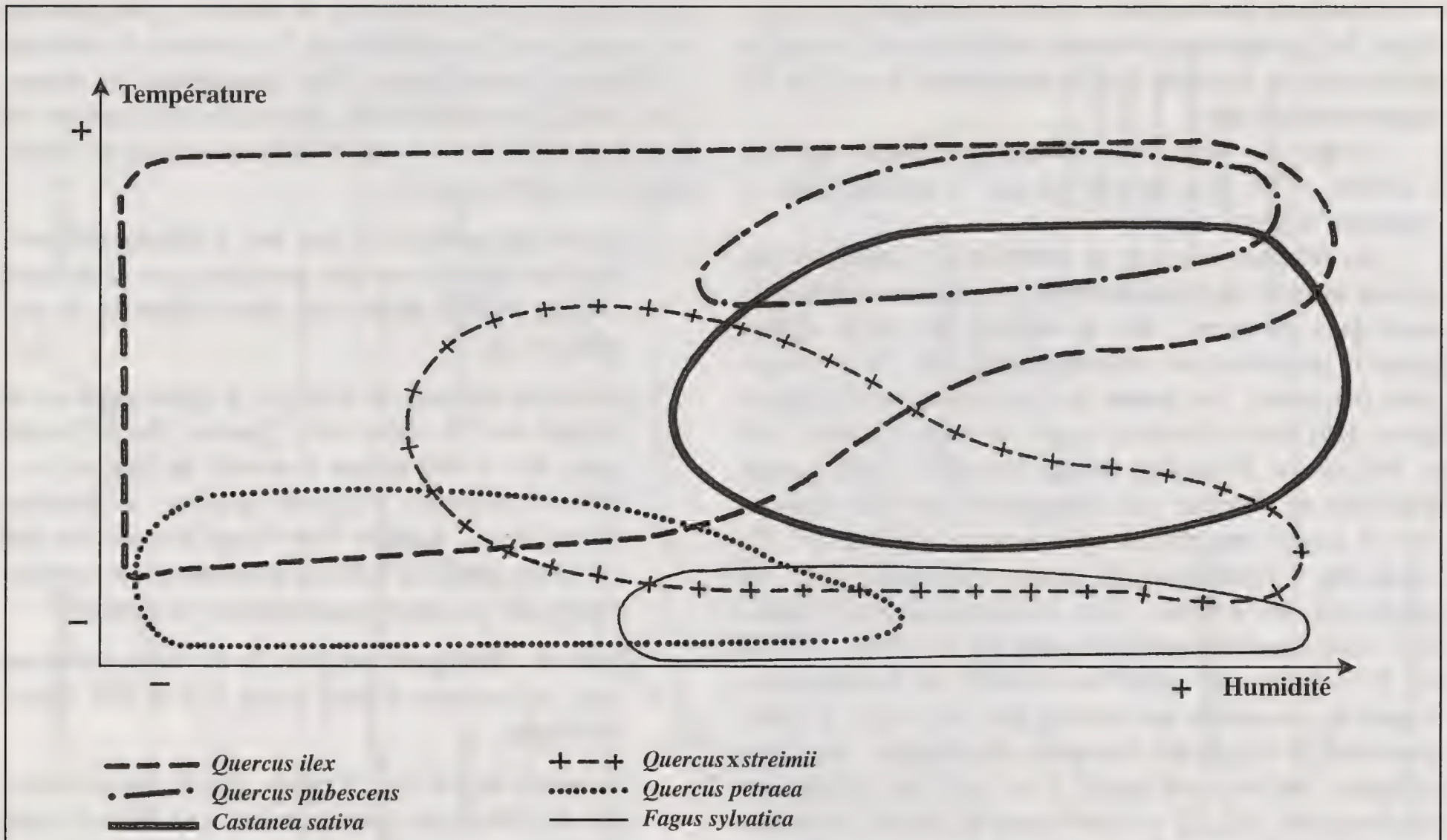


FIG. 3.– Aire de régénération des feuillus.
Relative regeneration areas of trees in accordance with humidity and temperature.

DISCUSSION

Les résultats obtenus montrent que le châtaignier se régénère sur une grande partie de l'aire dans laquelle il a été autrefois cultivé. Les soins culturaux ont toujours joué un grand rôle dans son maintien (renouvellement, élimination des concurrents) et dans sa croissance radiale pratiquement indépendante des conditions de milieu (FERRAND, 1991). L'abandon de ces soins ainsi que l'épuisement des sols n'ont toutefois pas été déterminants pour le maintien de la châtaigneraie dans la zone centrale des Cévennes schisteuses. En effet, bien que cette espèce domine le paysage cévenol depuis une période relativement récente (par rapport à d'autres régions méditerranéennes, elle semble bien adaptée aux conditions écologiques locales.

Cette espèce est actuellement représentée par un grand nombre de semenciers qui lui donnent un avantage par rapport aux autres essences, et ceci tant pour sa régénération que par les surfaces occupées par les châtaigneraies denses (taillis) où l'ambiance est défavorable à l'installation des autres ligneux. C'est ainsi que son couvert constitue un handicap à la colonisation d'espèces plus héliophiles comme les chênes caducifoliés ; c'est le cas, par exemple dans la région du Vigan où le chêne pubescent est abondant mais pénètre très peu dans les taillis denses de châtaigniers qui résultent d'une exploitation ancienne pour le tanin. Par ailleurs, les différences dans les stratégies de développement des deux espèces permettent de connaître leurs possibilités de concurrence en fonction du mésoclimat ; elles confèrent un avantage au châtaignier sous climat tempéré sans sècheresse estivale, alos que la forte dynamique souterraine du chêne pubescent le rend plus compétitif dans les zones les plus méditerranéennes. Il est d'ailleurs reconnu qu'en Europe (ONOSUBI & DAVIS, 1981) les plantules de chênes tolèrent relativement bien la sécheresse grâce à leurs capacités racinaires.

Enfin, dans les relevés effectués on constate que le chêne pubescent, plus thermophile, se limite actuellement à la bordure des Cévennes où les influences méditerranéennes sont dominantes. Il existe également une différence au niveau des substrats occupés : le châtaignier se maintient sur les schistes alors que le chêne pubescent

Source : MNHN

occupe et colonise en priorité les calcaires, les gneiss, ainsi que les granits à sa limite supérieure. La prise en compte des espèces indicatrices du cortège floristique lors de l'interprétation des résultats confirme ceux-ci ; en effet, la flore de la chênaie est composée d'espèces plus thermophiles que celles présentes dans la châtaigneraie.

En ce qui concerne le chêne sessile, ce dernier occupe actuellement des stations plus froides que le châtaignier. La tranche altitudinale où régénère le châtaignier est intermédiaire à celle du chêne blanc et celle du chêne sessile dont l'hybride est peu représenté sur le terrain. Par ailleurs, les données historiques (DE BEAULIEU *et al.,* 1988) tendent à confirmer les préférences climatiques de ces taxons : la période de réchauffement postglaciaire a vu la diminution de *Q. petraea,* le maintien de *Q. pubescens* sur les collines calcaires et l'apparition d'une végétation méditerranéenne dans le sud de la France.

CONCLUSION

Depuis l'abandon de sa culture, la surface de l'aire géographique du châtaignier a diminué, puisque cette espèce avait été plantée partout où cela était possible, et ceci afin d'assurer la survie des populations humaines. Actuellement le configuration et les limites géographiques de la châtaigneraie sont liées aux conditions altitudinales et topographiques ; la surface de l'aire du châtaignier tend à se stabiliser et peut, grâce aux études effectuées, être circonscrite (FIG. 1). Nos travaux montrent que les conditions les plus favorables au châtaignier sont réalisées au niveau de la transition climatique (influence océaniques et méditerranéennes) entre 350 et 700 mètres d'altitude avec un optimum vers 500 mètres et sur schistes. Cette tranche d'altitude correspond aux étages supraméditerranéen supérieur et collinéen ; à ce niveau, le châtaignier se régénère dans toutes les situations. En dehors de ces limites, les variables écologiques ont un poids important dans la distribution des plantules et peuvent constituer des facteurs limitants.

L'étude des séries de végétation (ARNAUD, 1986) avait fait apparaître les tendances évolutives des groupements actuels : vers la chênaie verte à basse altitude, vers la chênaie blanche et/ou la chênaie verte sur les substrats décalcifiés au-dessous de 400 mètres d'altitude, vers la hêtraie ou la chênaie sessile au-dessus de 700 mètres, vers la châtaigneraie dense dans les autres situations (voir FIG. 2) ; des stades transitoires constitués de peuplements mixtes avec des héliophiles (pins ou bouleau) peuvent exister.

Le facteur hydrique est l'élément déterminant dans la reproduction naturelle du châtaignier ; c'est également l'un des principaux facteurs qui permet de différencier son aire naturelle de celle des chênes caducifoliés.

La figure 3 schématise la place du châtaignier relativement à celle des autres essences arborescentes.

Le châtaignier est actuellement le seul feuillu bien implanté sur les sols acides installés en limite supérieure de la région méditerranéenne. Aussi, en l'état actuel des connaissances, on peut penser que cette espèce continuera en Cévennes à constituer des peuplements dont la pérénité est assurée.

BIBLIOGRAPHIE

ARNAUD M.T., 1981.– Quelques incidences bioclimatiques du facteur « précipitations » en Cévennes. *Ecol. Med.*, 7, 1 : 43-61.

ARNAUD M.T., 1982.– *Etude phyto-écologique des Cévennes siliceuses en basse-Lozère.* Thèse de 3° cycle, Université d'Aix-Marseille. 255 p. + annexes.

ARNAUD M.T., 1986.– A propos de la dynamique de la végétation en Cévennes. *Ann. du P.N.C.*, 3 : 73-107.

ARNAUD M.T., 1987.– *Les groupements cévenols à châtaigniers : étude écologique.* Thèse de Doctorat d'Etat, Université d'Aix Marseille :

ARNAUD M.T., 1991.– *In :* Travail Collectif, *Programme Châtaigneraie SRETIE.* Rapport Parc National des Cévennes, Ministère Environnement.

BECKER M., 1979.– Indices de climat lumineux combinant pente et exposition. *Bull. Ecol.*, 10, 2 : 125-137.

BERTHIER B., 1984.– *Fonctionnement d'un écosystème forestier : croissance, biomasse et productivité du compartiment ligneux épigé des taillis de châtaigniers (*Castanea sativa *Mill.) du S.E. de la France.* Thèse 3° cycle, Université de Grenoble.

BOUCHET M.A., 1993.– *Rôle de quelques facteurs dans la dynamique du châtaignier (*Castanea sativa *Mill.) en Cévennes et comparaison avec le chêne blanc (*Quercus pubescens *Willd.), la survie des semis.* Thèse de Doctorat, Université de Marseille. 116 p. annexes.

CARLES J., 1951.– *Carte de la Végétation,* Feuille du Puy.

C.E.P.E., 1968.– *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu.* C.N.R.S., Paris. 292 p.

CHEVASSUT J. & PRIVAT G., 1976.– Définition de notre région Languedoc-Roussillon. *Ann. Soc. Hort. Hist. Nat. Hérault,* 115 : 146-148.

COUTEAUX M., 1974.– Essai de cartographie écologique du Bas-Vivarais : feuilles de Bessèges et Bourg-Saint-Andéol. *Doc. Cart. Ecol. Grenoble,* 13 : 46-68.

COUTEAUX M., 1975.– Recherches écologiques en Ardèche : essai de cartographie de la flore et de la végétation. *In : C.R. 98° Congrès Soc. Sav. St-Etienne,* 1 : 219-235.

DUPIAS G., 1973.– *Carte de la Végétation,* Feuille d'Avignon.

DE BEAULIEU J.L. & PONS A., 1978.– Recherches pollen-analytiques sur l'histoire de l'action humaine dans la région du Parc National des Cévennes. *Ann. du P.N.C.*, 1 : 1-26.

DE BEAULIEU J.L., PONS A. & REILLE M., 1988.– Histoire de la flore et de la végétation du Massif Central (France) depuis la fin de la dernière glaciation. *Cahiers de Micropaléontologie*, 3, 4 : 5-36.

FERRAND S., 1991.– *Analyse dendroécologique de quatre peuplements de châtaigniers cévenols.* D.E.A., Université d'Aix-Marseille.

FERREL W.K., 1953.– Effect of environmental conditions of survival and growth of forest tree seedlings under field conditions in the piedmont region of north Carolina. *Ecol.*, 34, : 667-688.

FRIEND D.T.C., 1961.– A simple method of measuring integrated

Source : MNHN

light values in the field. *Ecol.*, 42, 3 : 577-580.
GALZIN J., 1986.– Déboisements et plantations de châtaigniers en Cévennes. *Ann. du P.N.C.*, 3 : 7-70.
GAMISANS J., 1975.– *La végétation des montagnes Corses.* Thèse de Doctorat d'Etat, Université d'Aix-Marseille. 300 p.
GIMILIO R., 1971.– *Recherches phytoclimatiques et cartographie de la végétation sur le versant oriental du Massif Central Français.* Thèse de 3° cycle, Université de Montpellier. 357 p.
GODRON M., 1968.– Les principaux types de profils écologiques. *Œcol. Plant.*, 3 : 185-212.
GRIME J.P. & JARVIS B.C., 1975.– Shade avoidance and shade tolerance in flowerig plant. *In : Light as an ecological factor,* Blacwell Scientfic Publications, Oxford, 2 : 525-532.
GRIME J.P. & JEFFREY D.W., 1965.– Seedling estabishment in vertical gradients of sunlight. *J. Ecol.*, 53 : 621-642.
GUILLERM J.L., 1969,- Calcul de l'information mutuelle fournie par un profil écologique et valeur indicatrice des espèces. *Oecol. Plant.*, 6, 3 : 209-225.
LAVAGNE A. & MOUTTE P., 1974.– Feuille de Saint-Tropez au 1/100.000°. *Bull. de la Cart. de Vég. de la Prov. et des Alpes*, 1.
LOISEL R., 1971.– Séries de végétation propres, en Provence, aux massifs des Maures et de l'Estérel. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 118 : 203-236.
MACGEE C.E., 1986.– Budreak for twenty-three upland hardwoods compared under forest canopies and in recent clearcuts. *Bull. Ecol.*, 32, 4 : 924-935.
MANDIN J.P., 1984.– Note sur la distribution des chênes caducifoliés dans le sud du Vivarais (Ardèche). *Bull. Soc. Linn. de Lyon*, 10, déc. : 326-349.
MORANDINI R., 1958.– Note sur la carte d'ensemble du châtaignier de la région méditerranéenne avec carte. *In : Rapport F.A.O./59/9/6966*, Rome : 55-57.
OSONUBI O. & DAVIES W.D., 1981.– Root growth and water relations of oak and birch seedlings. *Oecologia,* 51 : 343-350.
OZENDA P., 1975.– Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Doc. Cart. Ecol.*, 16 : 1-32.
PITTE R., 1986.– *Terres de Castanides.* Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris Sorbonne. 479 p.
PONS A. & VERNET J.L., 1971.– Une synthèse nouvelle de l'histoire du chêne vert *(Quercus ilex). Bull. Soc. Bot. Fr.*, 118 : 841-850.
PONS A., 1981.– The history of mediterranean shrubland. *In* : DI CASTRI F., HANSEN A.J. & DEBUSSCHE M. (eds), *Mediterranean-type shrublands, Ecosytems of the world 11*, Elsevier Sc. Pub. Co., Amsterdam : 131-138.
PONS A. *et al.*, 1990.– Plant invasion in southern Europe from the paleoecological point of view. *In : Biological invasion in Europe and the mediterranean basin,* Kluwer Acad. Publications, Dordrecht : 169-177.
PRITCHARD H.W. & MANGER K.R., 1990.– Quantal response of fruit and seed germination rate in *Quercus robur* L. and *Castanea sativa* Mi to constant temperatures and photon dose. *J. Exp. Bot.*, 41 : 1549-1557.
QUEZEL P., BARBERO M. & AKMAN Y., 1980.– Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie septentrionale. *Phytocoenologia*, 8, 3-4 : 365-519.
ROUSVOAL D., 1973.– *Etude du climat thermique des Cévennes.* Doc. C.N.R.S.-C.E.P.E., 64, Montpellier. 42 p. + annexes.
STROTHMANN R.O., 1967.– The influence of light and moisture on the growth of red pine seedling in Minnesota. *For. Sci.*, 13, 2 : 182-191.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The present distribution of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) throughout Europe results both from environmental conditions and from the local history of human utilization, as the range of this species was largely expanded by Man for fruit production. As a consequence of human abandonment since the 18th century, chesnut was only submitted to natural conditions and its distribution area changed little by little. Several studies elucidate the dynamics of extant stands: a phytoecological study and mid- and large-scale regeneration studies that showed limiting or favourable factors for chestnut and other species.Comparison of present and potential distribution area of chestnut of tree species as well as developmental srategies of chestnut and downy oak (*Quercus pubescens* Willd.) also give elements allowing the delimitation of area of ecological viability of the chestnut and its probable place within the Cevennes in the future. It was shown that humidity plays an important role in determining distribution and natural regeneration of chestnut (germination as well as survivorship in young stages). The results agree with those obtained from historical records of chestnut distribution variations depending on climatic conditions. The range of chestnut compared with other tree species able to replace it is discussed. The results suggest that chestnut, at least in the near future, will preserve its place in the Cevennes. This potential ecological area is different from that of downy oak. It ranges from 350 to 650 m hight, depending on the exposition and on schist substrate as well.

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (1) 1995 : 41-44

NOUVELLE FORMULATION POUR LES PROFILS ÉCOLOGIQUES : LE PROFIL BI-INVARIANT*

Jean BÉGUINOT

Association Française de Lichénologie, Laboratoire de Cryptogamie, Université Paris VI, BP 33, 7 quai Saint Bernard, 75252 Paris cedex 05

SUMMARY
(original scientific paper)

A NEW FORMULATION FOR ECOLOGICAL SERIES : THE "BI-UNVARYING SERIE

A newly derived formulation is proposed for the establishment of ecological series, unsensitive not only to the overall abundance of the studied species (as it is the case for the classical « corrected series » of DAGET & GODRON) but also unsensitive to the possible unevenness of sampling census for each class of the involved ecological descriptor. This double invariance open to a more reliable description of the ecological affinities spectrum of the studied species. This double invariance is achieved through appropriate normation of the occurring frequencies of the species in each ecological class : these frequencies are refered to their arithmetical average, extended all over the range of variation of the ecological descriptor.

KEY WORDS : Ecological series - Frequency analysis.

RÉSUMÉ
(travail original)

Une nouvelle expression est proposée pour établir les profils d'affinités écologiques, insensible non seulement à l'abondance globale de l'espèce (comme le classique « profil corrigé») mais également indépendante de l'hétérogénéité des taux d'échantillonnage des différentes classes du descripteur écologique considéré. Cette double invariance permet de rendre compte plus fidèlement du spectre des affinités respectives de l'espèce étudiée. Cette qualité d'invariance est obtenue grâce à une normation appropriée : les fréquences d'occurrence par classe sont rapportées à leur moyenne arithmétique étendue au domaine de variation du descripteur investigué (au lieu d'être référencées simplement à l'abondance globale de l'espèce sur ce domaine).

MOTS CLÉS : Profil écologique - Analyse fréquentielle.

POSITION DU PROBLÈME

Les affinités relatives d'un objet pour les différentes classes d'un descripteur (par exemple, les affinités respectives d'une espèce pour différentes classes de valeur d'un paramètre écologique) sont habituellement exprimées à partir des fréquences d'occurence n_{ix}/n_x de l'objet i dans chacune des classes x (où n_x représente l'effectif d'échantillons de la classe x et n_{ix} le nombre d'entre eux comportant l'objet i). La liste de ces fréquences représente le profil « brut » des affinités de i.

En pratique, en écologie, ces profils ne sont pas tant intéressants dans l'absolu, que comparés les uns par rapport aux autres, de façon à faire ressortir les similitudes ou dissemblances de comportement entre espèces. De telles comparaisons, entre profils de fréquences brutes, ne sont évidemment aisées que si les fréquences « moyennes » des espèces considérées sur l'ensemble des classes investiguées sont identiques ou, au moins, suffisamment voisines pour permettre une comparaison directe, par superposition, des profils bruts. Une telle circonstance est cependant exceptionnelle, d'où l'intérêt de substituer aux profils bruts des profils « corrigés » (*sensu* DAGET & GODRON 1982). Dans le profil « corrigé », les fréquences d'occurrence de l'espèce considérée sont rapportées (autrement dit normées) à la fréquence

* Manuscrit reçu le 20 décembre 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 3 juillet 1995

Source : MNHN

« globale » de cette espèce sur l'ensemble des classes investiguées. Cette correction confère aux profils corrigés la propriété d'invariance vis-à-vis de l'abondance globale des espèces correspondantes. Il devient, dès lors, possible de comparer directement ces profils entre eux -sur un pied d'égalité- grâce à cette « normation » des profils bruts.

La fréquence globale est établie, selon DAGET & GODRON (1982), en rapportant le nombre total d'occurrences, $n_i = \sum_x n_{ix}$, au nombre total d'échantillons

examinés sur l'ensemble des classes investiguées,

$$N = \sum_x n_x$$

L'affinité « corrigée » de l'espèce i pour la classe j s'écrit alors DAGET & GODRON (1982) :

$$C_{ij} = (n_{ij}/n_j) / (n_i/N) = (n_{ij}/n_j) / (\sum_x n_{ix} / \sum_x n_x)$$

Cependant, comme le soulignent les auteurs eux-mêmes, cette formulation corrigée n'est pas encore entièrement satisfaisante, dans la mesure où elle reste sensible à la disparité des effectifs échantillonnés par classe (DAGET & GODRON (1982, pp. 25, 56, 58, 119). On vérifie facilement que la fréquence globale, n_i/N, telle qu'ainsi définie, est affectée par ce facteur, purement opératoire. En effet, le terme

$$n_i/N = (\sum_x n_{ix}) / (\sum_x n_x)$$

s'écrit encore $(\sum_x n_x f_{ix}) / (\sum_x n_x)$,

où f_{ix} représente la fréquence d'occurrence de l'espèce i dans la classe x. Cette dernière expression met bien en évidence la dépendance de la fréquence globale, et donc de l'affinité « corrigée » C_{ij}, vis-à-vis des effectifs échantillonnés par classe, n_x.

Illustrons en les conséquences pratiques sur un exemple simple : soit une espèce i dont les fréquences d'occurrence dans deux classes, 1 et 2, sont respectivement 0.3 et 0.8. Avec des effectifs d'échantillonnage identiques pour les deux classes, la fréquence globale, n_i/N, est bien sur égale à $(0.3 \times 1 + 0.8 \times 1)/2 = 0.55$.

Si, en revanche, l'échantillonnage de la première classe est, par exemple, double de celui de la seconde, la fréquence globale se réduit à $(0.3 \times 2 + 0.8 \times 1)/3 = 0.47$, et ce, alors même que les fréquences d'occurrence par classes sont maintenues inchangées. Le profil corrigé en est évidemment affecté dans la même proportion. DAGET & GODRON (1982, pp. 25, 56-58) préconisent donc de s'attacher à équilibrer au mieux possible les taux d'échantillonnage par classes ou, si celà s'avère irréalisable, d'au moins rendre compte du degré de disparité de l'échantillonnage. De fait, en pratique de terrain, le souhait de parité des effectifs échantillonnés par classes est, pour diverses raisons, souvent difficile à satisfaire.

Ceci étant, l'objectif souhaitable d'établir une formulation de profil d'affinités « bi-invariant » -c'est-à-dire restant insensible à la fois à l'abondance globale de l'espèce et aux disparités de taux d'échantillonnage par classes- reste envisageable.

FORMULATION D'UN PROFIL D'AFFINITÉS « BI-INVARIANT »

Il est possible d'établir une formulation du spectre d'affinités,

• également insensible, comme souhaité, à la disparité - subie ou voulue par ailleurs - des taux d'échantillonnage par classe,

• et s'identifiant au profil corrigé dans les conditions précises où celui-ci est pleinement valide : parité des effectifs échantillonnés par classe.

Cette double exigence admet une solution -d'ailleurs unique- consistant à rapporter la fréquence d'occurrence de l'espèce i dans une classe donnée j à la moyenne arithmétique des fréquences d'occurrence de i dans chacune des classes x investiguées, soit :

$$C_{ij}^* = (n_{ij}/n_j) / M (n_{ix} / n_x) = f_{ij} / M (f_{ix})$$

où M désigne ici l'opération « moyenne arithmétique étendue à l'ensemble des classes x du descripteur investiguées ».

Comme souhaité, cette formulation est bien, par construction, à la fois :

• indépendante de l'abondance globale de l'espèce dans le domaine étudié, comme l'était déjà le profil corrigé,

• mais également insensible à la disparité des taux d'échantillonnage par classe. Comme le montre en effet la formulation ci-dessus, C_{ij}^* peut être exprimé exclusivement en fonction des fréquences f_{ix}, indépendamment des effectifs d'échantillonnage n_x.

Le spectre des valeurs de C_{ij}^* (j décrivant successivement chacune des classes investiguées) rend ainsi compte exclusivement, et donc sans biais, des affinités relatives de l'espèce i pour chacune des valeurs du descripteur.

Le traitement statistique du profil bi-invariant n'est guère plus compliqué que celui propre au profil corrigé, en regard duquel il sera décrit ci-après.

FORMULATION PROBABILISTE ASSOCIÉE

Les données expérimentales -fréquences observées n_{ij} / n_{j-} sont, par nature, des variables aléatoires dont la représentativité statistique est fonction de l'effectif échantillonné n_j. Les profils d'affinités qui s'en déduisent -profils corrigés comme profils bi-invariants- sont donc

Source : MNHN

également soumis à l'aléa statistique d'échantillonnage.

Dans le cas du profil corrigé, l'estimation de la signification statistique de l'affinité C_{ij} (par rapport à l'affinité neutre, égale à l'unité) se ramène à une comparaison de fréquences : comparaison entre fréquence d'occurrence n_{ij}/n_j de i dans j et fréquence globale de i, n_i / N. La signification statistique de C_{ij} s'apprécie aisément, soit par test t de STUDENT, soit par test du X^2 (DAGET & GODRON, 1982).

Dans le cas du profil bi-invariant, on est amené à considérer l'écart, d_{ij}, existant entre la fréquence $f_{ij} = n_{ij} / n_j$ de i dans j et la moyenne arithmétique $M(f_{ix})$ des fréquences de i dans chacune des K classes x investiguées :

$$d_{ij} = f_{ij} - (1/K) \sum_{x}(f_{ix}) = (1 - 1/K)f_{ij} -(1/K) \sum_{x \neq j} (f_{ix})$$

Dans le dernier membre de cette équation, d_{ij} s'exprime comme différence entre deux variables indépendantes,

$$(1\text{-}1/K)f_{ij} \text{ et } (1/K) \sum_{x \neq j} (f_{ix}).$$

En vertu du théorème central limite de la Statistique, la distribution de cet écart tend vers une distribution normale

• dont la moyenne est égale à la valeur observée de d_{ij}:

$$(1\text{-}1/K)f_{ij} -(1/K) \sum_{x \neq j} (f_{ix}),$$

• et dont la variance est égale à la somme des variances des deux termes de l'écart, soit :

$$(1\text{-}1/K)^2 f_{ij} (1\text{-}f_{ij}) / n_j + (1/K)^2 \sum_{x \neq j} (f_{ix} (1\text{-}f_{ix})/n_x).$$

La signification statistique de cet écart, dans le cadre de l'approximation normale, s'estime classiquement en formant le rapport, t, de la moyenne à la racine de la variance (test t de STUDENT).

* Cas particulier où l'une au moins des fréquences f_{ix} ne respecte pas le critère $n_x f_{ix}(1\text{-}f_{ix}) > 5$, autorisant l'approximation normale. Les distributions des variables aléatoires que sont les fréquences observées f_{ix} ne peuvent, dès lors, plus être assimilées à des distributions normales ; invalidant ainsi les tests considérés précédemment. Il faut alors recourir au calcul direct des probabilités :

- pour le profil corrigé, on évalue la probabilité exacte du tableau de contingence 2x2 (n_{ij},n_j,n_i,N) : voir DAGET & GODRON (1982).

- pour le profil bi-invariant, le calcul est, ici, un peu moins immédiat (BÉGUINOT 1988), mais néanmoins aisément réalisable avec une simple calculatrice programmable. Soit $p(f_{ix})$ la distribution de probabilité qui peut être inférée pour la fréquence de i dans x, compte tenu des valeurs observées n_{ix} et n_x (inférence selon le théorème de Bayes, avec équiprobabilité des valeurs de f_{ix} *a priori*) :

$p(f_{ix}) = (n_x +1)\ C(n_{ix},n_x)\ f_{ix}^{\ n_{ix}}\ (1\text{-}f_{ix})^{\ n_x - n_{ix}}$ où $C(n_{ix},n_x)$ symbolise le nombre de combinaisons de nx objets pris n_{ix} à n_{ix}. Moyenne et variance de cette distribution sont calculées pour chacune des fréquences f_{ix}. En vertu du théorème central limite de la Statistique, la distribution du terme $Z = (1/K) \sum_{x \neq j} f_{ix}$

est assimilable à une distribution normale q (Z), dont moyenne et variance sont respectivement égales à (1/K) fois la somme des moyennes et $(1/K)^2$ fois la somme des variances des distributions de probabilités des K-1 variables fi_{ix} $(x \neq j)$ ci-dessus formulées.

On en déduit la probabilité P_{ij} pour que l'écart $d_{ij} = (1\text{-}1/K)f_{ij} - Z$ soit positif, c'est-à-dire pour que $C_i{}^*{}_j$ soit supérieure à l'unité, c'est-à-dire supérieure à l'affinité neutre :

$$P_{ij} = \int_0^1 p(f_{ij}) \int_0^{(1-1/K)f_{ij}} q(Z)\, dZ\, df_{ij}$$

EXEMPLE COMPARATIF

A titre d'illustration, la figure 1 réunit, en les superposant, les profils d'affinités bi-invariants $C_i{}^*{}_j$ (premier plan, en blanc) et corrigé C_{ij} (en arrière-plan, pointillé), relatifs à un même ensemble de données : fréquences d'occurrence de la bryophyte terricole *Eurhynchium stokesii* (Turn.) B., S. et G. dans six associations forestières relevant des *Quercetelia robori-petraeae*, numérotées de 1 à 6 (à partir de données de BOTINEAU 1985, p. 273 à 308).

x	1	2	3	4	5	6
n_x	34	14	11	20	40	63
fi_x	0.25	0.36	0.19	0.12	0.05	0.03

On constate que dans les conditions d'échantillonnage indiquées, le profil simplement corrigé sur-évalue sensiblement (plus de 40 %) les affinités positives et, corrélativement, sous-estime le caractère négatif des liaisons avec les classes où l'espèce est la moins présente.

BIBLIOGRAPHIE

BEGUINOT, J., 1988.– Formulation probabiliste associée à l'indice d'affinité sociologique relative en analyse fréquentielle. *Bull. Sci. Bourgogne,* 41 : 1-5.

BOTINEAU, M., 1985.– Contribution à l'étude botanique de la haute et moyenne vallée de la Vienne. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest,* n° spec. 6-1985.

DAGET, Ph. & GODRON, M., 1982.– *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés.* Masson, Paris : 163 p.

Source : MNHN

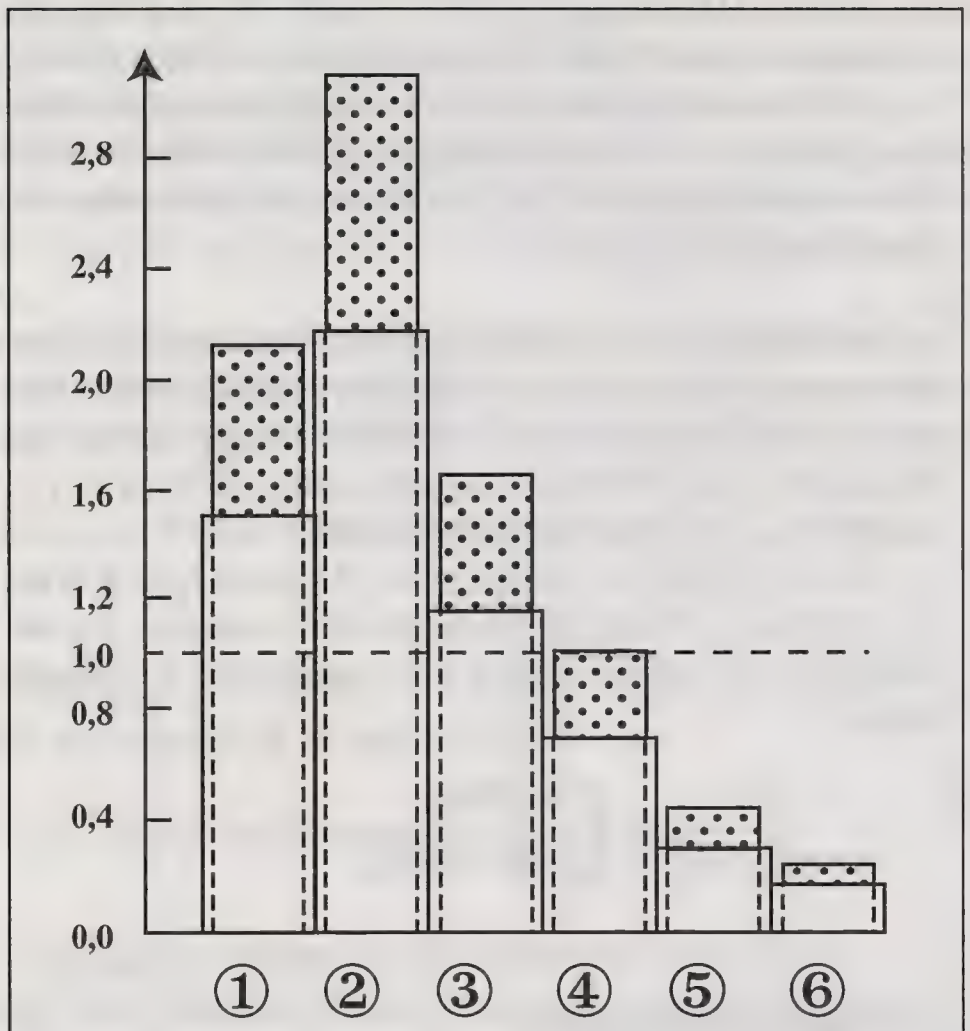


FIG. 1.– Histogrammes des affinités relatives de *Eurhynchium stokesii* pour une série de 6 associations forestières (n° 1 à 6). En arrière plan : profil "corrigé" C_{ij}; en premier plan : profil "bi-invariant" $C_i{}^*{}_j$.

Histograms of the relative affinities of Eurhynchium stokesii *for 6 forest associations (n° 1 to 6). Background, dotted : according to the "corrected" serie C_{ij}. Foreground, white : according to the "bi-unvarying" serie $C_i{}^*{}_j$.*

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Ecological serie is a convenient tool to analyse the ecological affinities spectrum of a species, on the basis of its observed occurrence frequencies in the different classes of a selected ecological descriptor. Ecological series may be considered either individually, for the characterisation of a given species, or in a comparative purpose, between two or more different species. In both cases, it appears convenient that the occurrence frequencies of the considered species in the different classes, should be directly refered to the mean abundance of the species, all along the investigated range of variation of the descriptor involved. This allows a direct expression of the ecological characteristics of a species in terms of positive or negative affinities (occurrence frequencies greater or lower than the mean abundance, respectively). This also permits direct comparisons between ecological series of different species, irrespective of the differences between their own mean abundances. In this purpose, DAGET & GODRON (1982) proposed to define the average abundance as the global frequency of the species all over the investigated range of variation of the descriptor. Thus, the so-called « corrected » ecological serie estimates the relative affinity of species i for a particular class j of the descriptor as :

$$C_{ij} = (n_{ij}/n_j)/(n_i/N)$$

where :

• n_{ij} is the number of sites supporting species i among the n_j observed in class j of the descriptor,

• n_i is the number of sites supporting species i among the N observed along the total range of variation considered for the descriptor.

Unsensitive - as expected - to the mean abundance of the species, the corrected ecological serie is yet, unfortunately, sensitive to a purely operative parameter : the possible unevenness of the sampling census for each classes of the descriptor. Actually, one can easily verify that the mean abundance estimation by n_i/N is bound to increase (resp. decrease) as a consequence of comparatively larger census applied to those classes of the descriptor with higher (resp. lower) occurrence frequencies of the considered species. Such a behaviour is clearly undesired, since the unevenness of sampling census therefore affects the estimations of the relative ecological affinities of the species and, specifically, introduce a bias in the accurate determination of the separation level between positive and negative affinities. Concerned about this difficulty, the authors themselves pointed out the recommendation for desirable parity of sampling census among the classes of the descriptor; a recommendation which may be often difficult to satisfy in practice.

In order to overcome also this sensitivity to the sampling procedure and its hardly acceptable consequences, a new definition of the mean abundance of a species is proposed. According to the preceeding considerations this new definition should :

• yield the same numerical result as the former definition do when it is strictly valid, that is in the case of exact parity of sampling census for each class,

• remain unaffected whatever should be the degree of unevenness of sampling census.

These two criteria are satisfied if - and only if - the mean abundance of.the species is identified to the arithmetical average of its occurrence frequencies in each of the investigated classes of the descriptor.

Using this later definition of mean abundance as the new reference level for the occurrence frequencies, a new formulation for ecological series is derived, now unsensitive both to the mean abundance of the species and to the possible unevenness in sampling procedure.

The expression of this « bi-unvarying » ecological series is written as :

$$C_{ij}{}^* = (n_{ij}/n_j)/M(n_{ix}/n_x)$$

where :

- n_{ij}/n_j is the occurrence frequency of species i in class j,

- $M(n_{ix}/n_x)$ refers to the arithmetical average of the occurrence frequencies per class of species i, extended along the investigated range of variation of the descriptor.

As an illustrative example, figure 1 superimposes :

• the new « bi-unvarying'; ecological serie (foreground, in white)

• the usual « corrected » ecological serie (background, dotted), issued from the same analysis of ecological affinities of the terricolous bryophyte *Eurhynchium Stokesii* (Turn.) B., S. and G. for six different forest associations belonging to *Quercetelia robori-petreae,* index-linked 1 to 6 on the abscissa. The sampling census and the occurrence frequencies of this bryophyte along these six ecological classes are respectively : 34, 14, 11, 20, 40, 63 and 0.25, 0.36, 0.19, 0.12, 0.05, 0.03. It should be noticed that, owing to the fair unevenness of each class, the classical « corrected » ecological serie significantly overestimates (more than 40%) the positive affinities ($C_{ij}{}^* > 1$) and, accordingly, underestimates the negative character of affinities for those classes where the species is represented at less.

The practical procedure for testing the statistical significance of $C_{ij}{}^*$ values is briefly described.

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (1) 1995 : 45-58

INCIDENCE DE LA FERTILISATION SUR LA DIVERSITÉ FLORISTIQUE DES PRAIRIES DE FAUCHE INONDABLES DANS LE VAL DE SAÔNE*

Joël BROYER [1-2] et Jean PRUDHOMME [1-3]

[1] Conservatoire Régional des Espaces Naturels Rhône-Alpes, 80 rue Boileau, 69006 Lyon
[2] Office National de la Chasse, Station de la Dombes, 01330 Villars-les-Dombes, [3] Société Botanique de France

SUMMARY
(original scientific paper)

THE EFFECTS OF FERTILIZATION ON THE FLORA OF FLOODED MEADOWS IN THE SAONE VALLEY.
Flooded meadows of the Saône Valley are rich in legally protected plant species, and provide quality fodders. These features are partly linked with management habits, and especially fertilization.
Nitrate fertilizers produce noticeable effects, even when the input is not very important (30 to 50 units/ha/year) : species diversity and the occurence of protected plants are reduced, whereas the abundance of fodder Graminaceae is clearly improved.
Phosphate and potassium (without nitrate) give similar although less sharp effects on species diversity and the protected flora ; moreover, this type of fertilization favours leguminous plants as well as Graminaceae.

KEY WORDS : Flooded meadows - Fertilization - Flora conservation.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les incidences des apports d'azote, de phosphore et de potassium dans la prairie naturelle inondable du Val de Saône ont été évaluées par des relevés floristiques réalisés dans les diverses conditions de fertilisation actuellement rencontrées.
Les apports de nitrate, même modérés (30 à 50 unités par hectare et par an) se traduisent par l'augmentation de l'abondance des graminées fourragères, en même temps la richesse floristique diminue et les espèces rares et protégées régressent.
Les engrais potassiques et phosphatés favorisent les graminées comme les légumineuses et produisent des effets sur la richesse floristique et la flore protégée, comparables à ceux des nitrates, quoique moins nets.
La conservation de ce patrimoine naturel dépend donc d'un mode de gestion excluant toute fertilisation artificielle, qu'il est nécessaire de favoriser par des aides compensatoires en faveur des exploitants.

MOTS CLÉS : Prairie de fauche inondable - Fertilisation - Conservation de la flore.

INTRODUCTION

Les prairies naturelles inondables qui couvrent encore certaines de nos grandes vallées alluviales (Saône, Loire inférieure, Meuse, Charente...) ont conservé, en raison des conditions particulières liées à la périodicité des crues, des paysages, une faune et une flore remarquables.

Cependant, les pratiques pastorales qui ont produit et perpétué ces écosystèmes originaux évoluent rapidement, soit vers l'intensification (fertilisation, fauche précoce), soit vers le défrichement (culture du maïs), soit vers un abandon, précédant tantôt l'enfrichement, tantôt l'extension de la populiculture. Dans tous les cas, cette mutation représente une menace pour la flore et la faune (BROYER, 1991).

Dans ce contexte, il convient de définir des normes pratiques pour une gestion écologique des prairies inondables prenant en considération les arguments des exploitants. Le présent travail a pour objet d'évaluer les incidences de la fertilisation sur la flore des prairies du Val de Saône, (apports d'azote diversements dosés - 1ère partie - ou apports de phosphore et de potassium - 2ème partie -), et à définir des conditions de production compatibles avec la préservation de la richesse floristique.

On trouvera une description des prairies de la vallée de la Saône, de leur production, de la composition minérale de l'herbe, du substrat, dans CORNET & DELORME 1900, MERIAUX *et al.*, 1963, DUVIGNEAUD, 1989, BROYER, 1991...

* Manuscrit reçu le 10 novembre 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 7 juillet 1995.

Source : MNHN

LA FERTILISATION AZOTÉE

Zone d'étude.– La zone d'étude est une surface de prairie naturelle inondable, non enclose, de 116 hectares sur la commune de Feillens (Ain). Ce site a été sélectionné sur la base des deux critères suivants :

1) bonne représentation des deux principales associations végétales présentes dans la prairie du Val de Saône : le *Gratiolo-Oenanthetum fistulosae* et le *Senecioni-Oenanthetum mediae* (TRIVAUDEY, 1989 ; GREVILLIOT, 1992 ; BROYER & LAURANSON-BROYER, 1994) ;

2) fertilisation pratiquée sur environ la moitié de la surface. Cette prairie est fauchée entre le 1er juin et le 15 juillet, suivant un calendrier qui dépend des circonstances météorologiques. Le regain est également fauché, ce qui n'est pas systématique dans le Val de Saône où la vaine pâture est encore une pratique courante.

L'absence du bétail en été sur cette zone d'étude a son importance, dans la mesure où, dans un système mixte, "c'est le pâturage qui impose ses effets sélectifs et beaucoup d'espèces des prés de fauche manquent ou se raréfient" (FRILEUX, 1977).

MÉTHODOLOGIE

Les habitudes en matière de fertilisation ont été révélées par une enquête exhaustive auprès des exploitants concernés. A l'examen des résultats, nous avons classé celles-ci en 4 catégories d'intensification croissante :

- catégorie 0 = jamais aucun apport (58 hectares en 25 parcelles) ;
- catégorie 1 = apport annuel à l'hectare de 30 à 50 unités d'azote, de 10 unités de phosphore, de 15 unités de potassium (35 hectares en 15 parcelles) ;
- catégorie 2 = apport à l'hectare de 30 unités d'azote, de 10 unités de phosphore, de 15 unités de potassium, puis de 50 autres unités d'azote sur les regains (15 hectares en 5 parcelles) :
- catégorie 3 = épandage de lisier, puis de 50 unités d'azote à l'hectare (8 hectares en 4 parcelles).

L'étude de la flore a été réalisée en deux temps :

– en avril 1991, circuits systématiques au cours desquels l'observateur dénombre l'ensemble des pieds de deux espèces précoces et bien répandues, l'une considérée comme nuisible à la qualité du fourrage *(Euphorbia esula)*, l'autre protégée par la loi *(Fritillaria meleagris)* au sein de bandes de prairies successives de 10 mètres de longueur et de 2 mètres de largeur (1 mètre de part et d'autre de l'observateur). Au total, 632 bandes de prairie ont été ainsi décrites : 348 dans les parcelles de catégorie de fertilisation 0 ; 149 dans celles de catégorie 1 ; 39 dans celles de catégorie 2 ; 96 dans celles de catégorie 3.

– dans la dernière décade de mai 1991, 91 relevés destinés à recenser la totalité des espèces végétales présentes dans des placettes de 5 m sur 5 m (contenant 89 à 92 % des végétaux d'une aire minimale - BROYER 1991) ; les espèces ont été affectées d'un coefficient d'abondance-dominance allant de 1 à 6, que l'on peut faire correspondre aux seuils de recouvrement suivants :

1 = présence rare ;

2 = recouvrement inférieur à 5 % de la surface ;

3 = recouvrement de 5 à 25 % ;

4 = recouvrement de 25 à 50 % ;

5 = recouvrement de 50 à 75 % ;

6 = recouvrement de 75 à 100 %.

L'échantillonnage a visé à couvrir au mieux l'ensemble de la surface étudiée, mais aussi les catégories de fertilisation, ce qui a conduit à suréchantillonner les catégories 2 et 3 représentées par des surfaces plus faibles (catégorie O = 0,7 relevé par hectare ; catégorie 1 = 0,6 ; catégorie 2 = 0,8 ; catégorie 3 = 2,0).

Ces 91 relevés, dont 43 étaient localisés à l'intérieur de parcelles ne recevant aucune fertilisation et respectivement 22, 12 et 14 sur des parcelles situées dans les catégories de fertilisation 1, 2 et 3, ont permis le recensement de 71 espèces végétales. Toutefois, un seul relevé en mai n'a sans doute pas permis la prise en compte d'espèces tardives, comme *Inula britanica* ou *Phleum pratense*.

Ces données ont été traitées par Analyse Factorielle des Correspondances, en ne conservant que les 57 espèces trouvées au moins trois fois. Le tableau de données présentait donc le format suivant : 91 relevés x 57 espèces affectées d'un coefficient d'abondance-dominance de 1 à 6.

RÉSULTATS

L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

Sur le Plan F1 x F2 de l'A.F.C., apparaît un net gradient, suivant un axe parabolique, révélateur d'un effet Guttman, signifiant qu'un des axes de l'analyse, en l'occurrence l'axe 1, résume ici l'essentiel de l'information contenue dans le plan factoriel (FIG. 1). Les deux axes ne sont pas indépendants et l'axe 2 n'est ici pas interprétable. Les taux d'inertie sont de 27,9 % pour F1 et de 12,4 % pour F2. La succession des espèces végétales (FIG. 2) le long de l'axe 1, permet de vérifier l'importance du facteur hydrique : un gradient floristique oppose en effet la flore la plus hygrophile (ordonnées négatives sur F1) aux

Source : MNHN

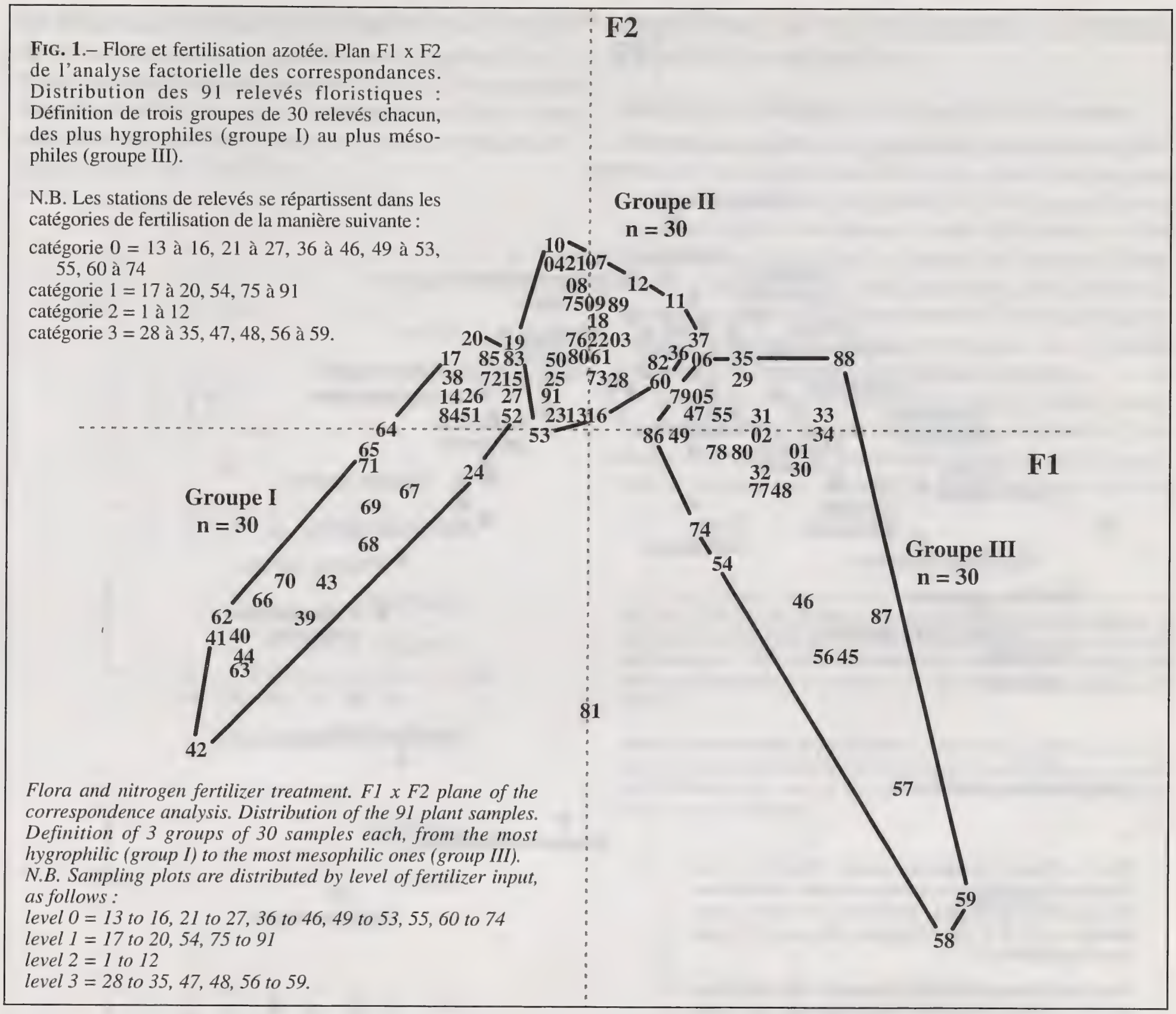


FIG. 1.– Flore et fertilisation azotée. Plan F1 x F2 de l'analyse factorielle des correspondances. Distribution des 91 relevés floristiques : Définition de trois groupes de 30 relevés chacun, des plus hygrophiles (groupe I) au plus mésophiles (groupe III).

N.B. Les stations de relevés se répartissent dans les catégories de fertilisation de la manière suivante :
catégorie 0 = 13 à 16, 21 à 27, 36 à 46, 49 à 53, 55, 60 à 74
catégorie 1 = 17 à 20, 54, 75 à 91
catégorie 2 = 1 à 12
catégorie 3 = 28 à 35, 47, 48, 56 à 59.

Flora and nitrogen fertilizer treatment. F1 x F2 plane of the correspondence analysis. Distribution of the 91 plant samples. Definition of 3 groups of 30 samples each, from the most hygrophilic (group I) to the most mesophilic ones (group III).
N.B. Sampling plots are distributed by level of fertilizer input, as follows :
level 0 = 13 to 16, 21 to 27, 36 to 46, 49 to 53, 55, 60 to 74
level 1 = 17 to 20, 54, 75 to 91
level 2 = 1 to 12
level 3 = 28 to 35, 47, 48, 56 to 59.

éléments les plus mésophiles de la prairie (ordonnées positives sur F1).

Pour décrire ce gradient, l'ensemble des 57 espèces végétales peut être subdivisé en trois sous-groupes d'égale importance (19 espèces chacun) se succédant de gauche à droite sur le gradient. La composition de ces trois sous-groupes, permet de retrouver les grands traits de la hiérarchisation des prairies de Saône proposée par DUVIGNEAUD (1989).

*** Premier sous-groupe (A) :**
Alopecurus geniculatus, Stellaria palustris, Carex disticha, Mentha aquatica, Œnanthe fistulosa, Carex subvulpina, Gratiola officinalis, Lysimachia nummularia, Eleocharis uniglumis, Myosotis palustris, Euphorbia esula, Carex tomentosa, Cardamine pratensis, Carex melanostachya, Allium angulosum, Leontodon autumnalis, Poa trivialis, Thalictrum simplex, Ranunculus repens.

Ce premier sous-groupe comprend des espèces caractéristiques des cariçaies du Val de Saône *(Carex disticha, Carex subvulpina)*, de la prairie à Œnanthe fistuleuse *(Œnanthe fistulosa, Stellaria palustris, Gratiola officinalis, Eleocharis uniglumis, Myosotis laxa, Mentha aquatica)*, et certains éléments de la prairie à *Bromus racemosus* et *Œnanthe silaifolia (Euphorbia esula, Allium angulosum, Carex melanostachya).*

*** Second sous-groupe (B) :**
Achillea ptarmica, Rumex crispus, Œnanthe silaifolia, Alopecurus pratensis, Centaurea jacea, Vicia cracca, Fritillaria meleagris, Lychnis flos-cuculi, Serratula tinctoria, Silaus pratensis, Senecio aquatcus, Trifolium repens, Lotus corniculatum, Carex flacca, Festuca pratensis, Ajuga reptans, Plantago lanceolata, Anthoxanthum odoratum, Taraxacum sp.

Source : MNHN

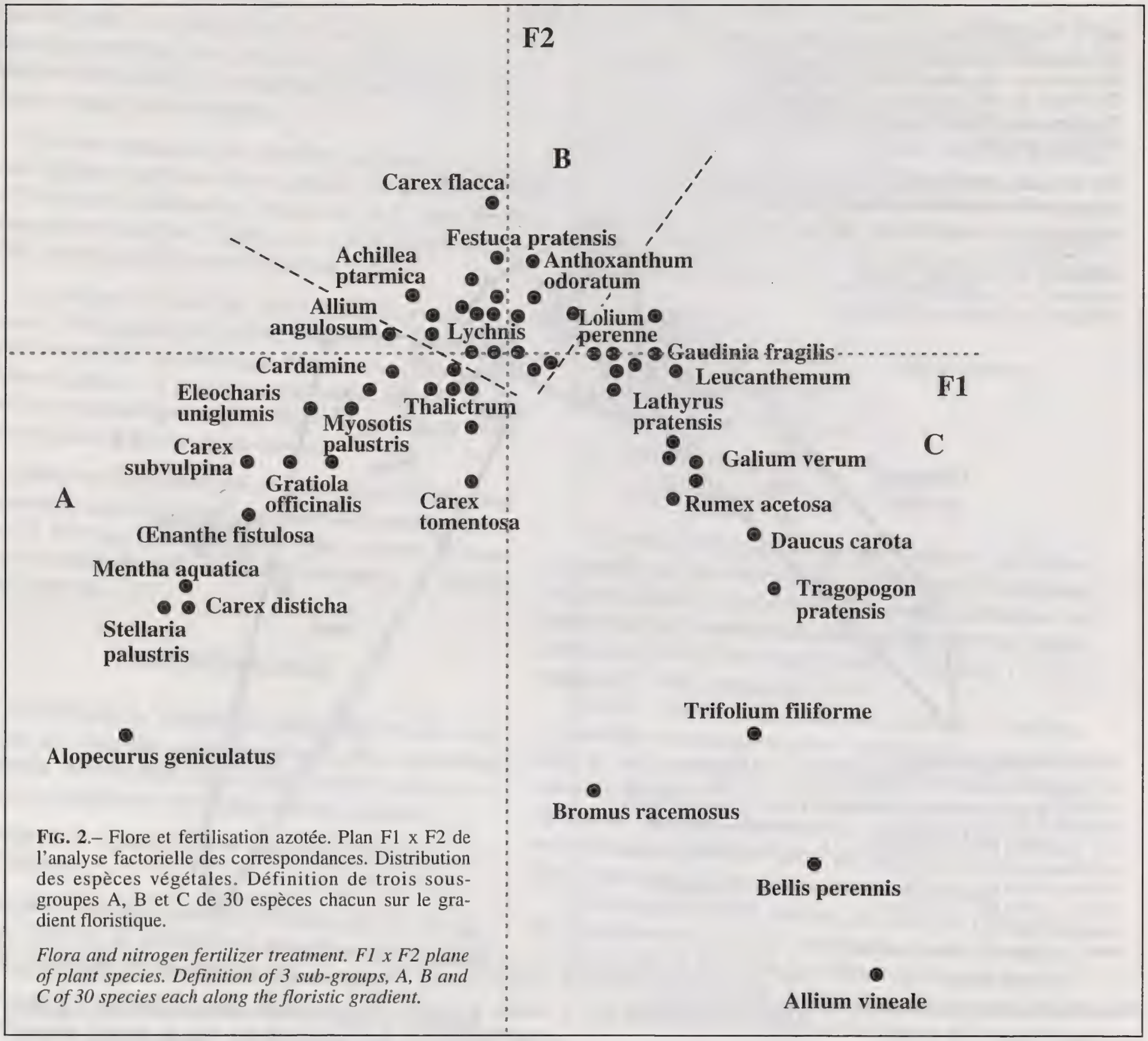


FIG. 2.– Flore et fertilisation azotée. Plan F1 x F2 de l'analyse factorielle des correspondances. Distribution des espèces végétales. Définition de trois sous-groupes A, B et C de 30 espèces chacun sur le gradient floristique.

Flora and nitrogen fertilizer treatment. F1 x F2 plane of plant species. Definition of 3 sub-groups, A, B and C of 30 species each along the floristic gradient.

La prairie à *Bromus racemosus* et *Oenanthe silaifolia* est encore bien représentée avec *Achillea ptarmica, Lychnis flos-cuculi, Fritillaria meleagris, Senecio aquaticus, Trifolium repens, Oenanthe silaifolia* ; mais cette flore côtoie ici quelques éléments de l'*Arrhenatheretalia (Vicia cracca, Lotus corniculatus, Centaurea jacea, Carex flacca).*

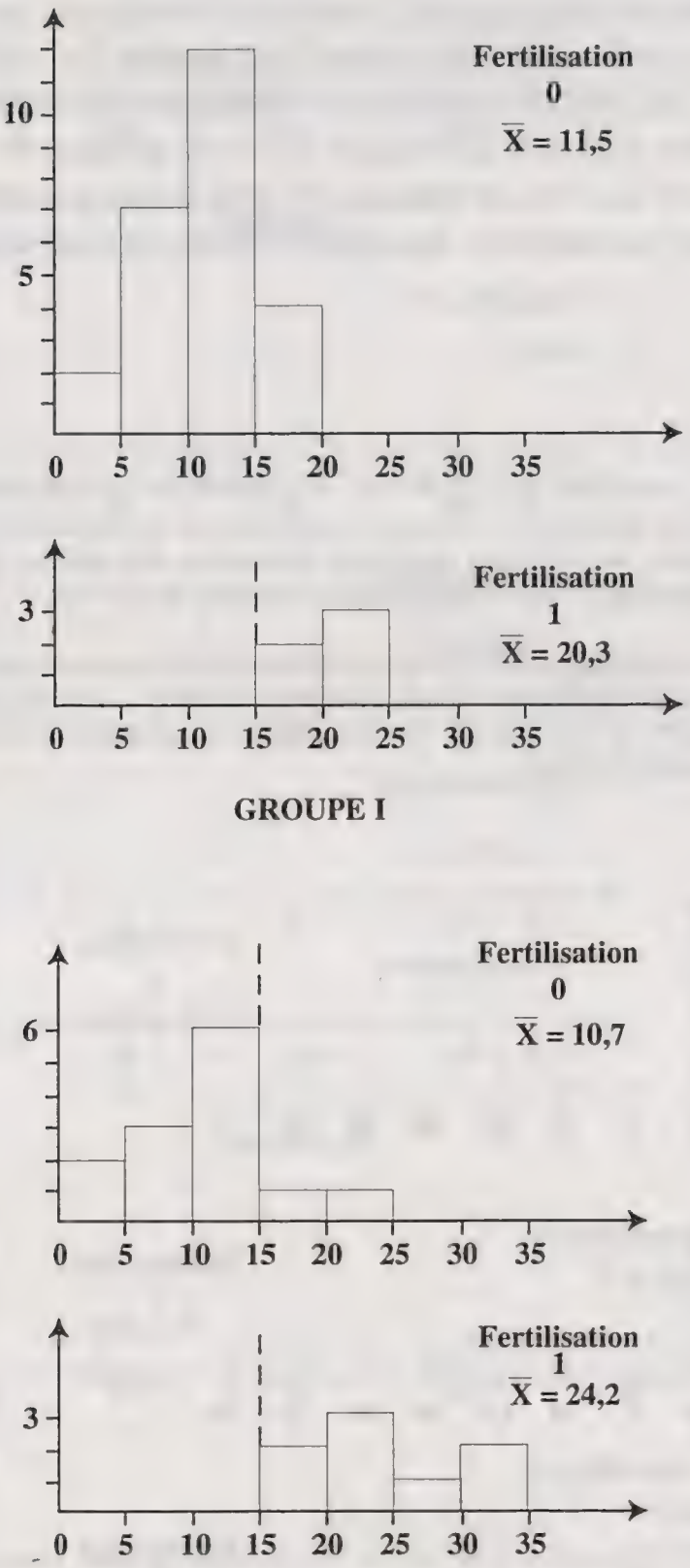
*** Troisième sous-groupe (C) :**
Allium vineale, Bellis perennis, Trifolium filiforme, Bromus racemosus, Tragopogon pratensis, Daucus carota, Rumex acetosa, Hypochoeris radicata, Galium verum, Festuca arundinacea, Potentilla reptans, Leucanthemum sp., Gaudinia fragilis, Ranunculus acris, Lathyrus pratensis, Cichorium intybus, Poa pratensis, Trifolium pratense, Lolium perenne.

Ce groupe est très nettement dominé par les espèces de l'*Arrhenatheretalia (Allium vineale, Tragopogon pratensis, Daucus carota, Rumex acetosa, Galium verum, Leucanthemum sp., Lathyrus pratensis, Poa pratensis, Lolium perenne, Ranunculus acris, Gaudinia fragilis, Cichorium intybus, Hypochoeris radicata).*

Les effets de la fertilisation azotée se surajoutent donc à ceux de l'humidité. En conséquence, une analyse spécifique à chacune des grandes tendances liées à l'humidité : hygrophile (A), méso-hygrophile (B), mésophile (C), peut seule rendre compte des altérations de la flore effectivement attribuables aux apports azotés. Si l'on excepte le relevé n° 81, manifestement situé en dehors du gradient d'hygrophilie sur le plan F1 x F2 (en raison de l'abondance-dominance exceptionnelle de *Bromus racemosus*),

Source : MNHN

les 90 autres relevés peuvent être subdivisés en 3 groupes de 30, en fonction de leur position sur le gradient (FIG. 1). Dans ces trois groupes de relevés I, II et III, l'hygrophilie de la flore va décroissant, et la proportion de relevés effectués dans des parcelles jamais fertilisées, est successivement de 83 %, 43 % et 17 %.



VARIATIONS DE LA FRÉQUENCE DE DIVERS ÉLÉMENTS FLORISTIQUES

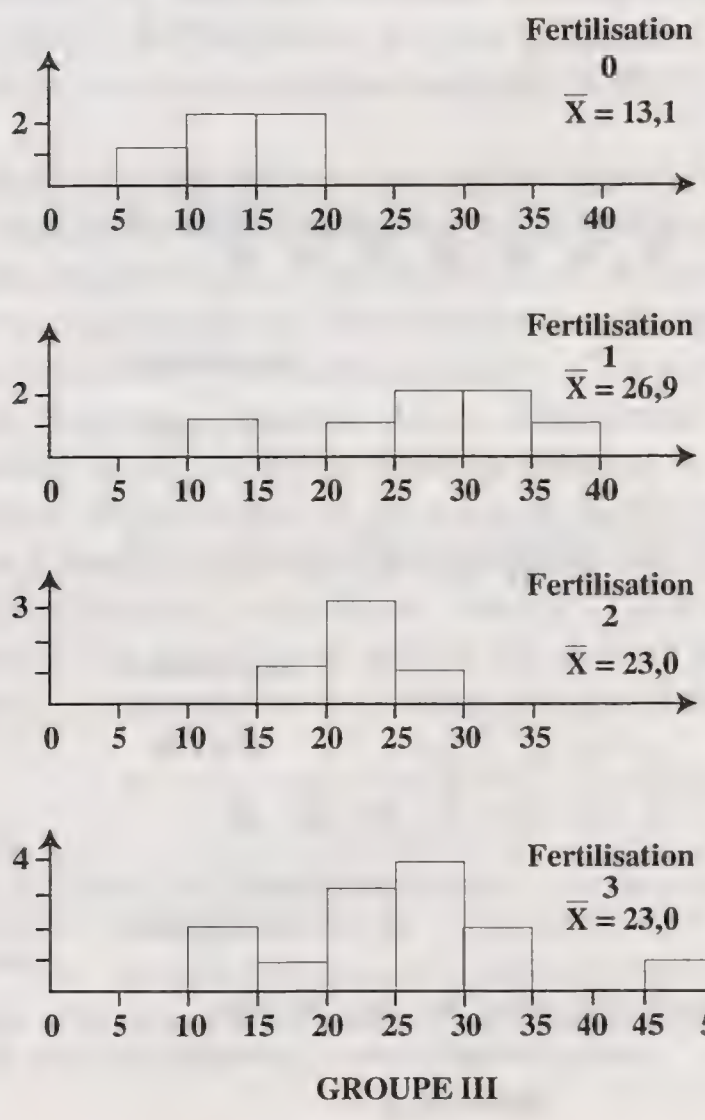
Effets de la fertilisation sur la qualité des fourrages

Contribution relative des graminées bonnes fourragères (FIG. 3).– La contribution relative des graminées généralement considérées comme productives à très productives et de qualité nutritive moyenne à bonne (BOURNERIAS 1979) correspond au rapport de la somme des indices d'abondance-dominance de *Poa pratensis, Poa trivialis, Alopecurus pratensis, Lolium perenne, Festuca pratensis, Festuca arundinacea, Agropyrum repens*, sur la somme des indices de l'ensemble des végétaux présents.

Des recherches réalisées par DELPECH (1966) dans le Val de Saône, semblaient *"indiquer que l'efficacité de la fumure minérale et en particulier de l'azote sur les prairies permanentes, dépend de la fréquence relative*

FIG. 3.– Contribution relative des graminées bonnes fourragères au recouvrement végétal, en fonction des diverses catégories de fertilisation azotée. Abscisses = contribution relative à la somme des indices d'abondance-dominance (en %) Ordonnées = nombre de relevés.

Relative contribution of good fodder grass to the ground cover, as a function of the different levels of nitrogen input. x axis = relative contribution to the sum of the abundance-dominance index (%) y axis = number of plots.



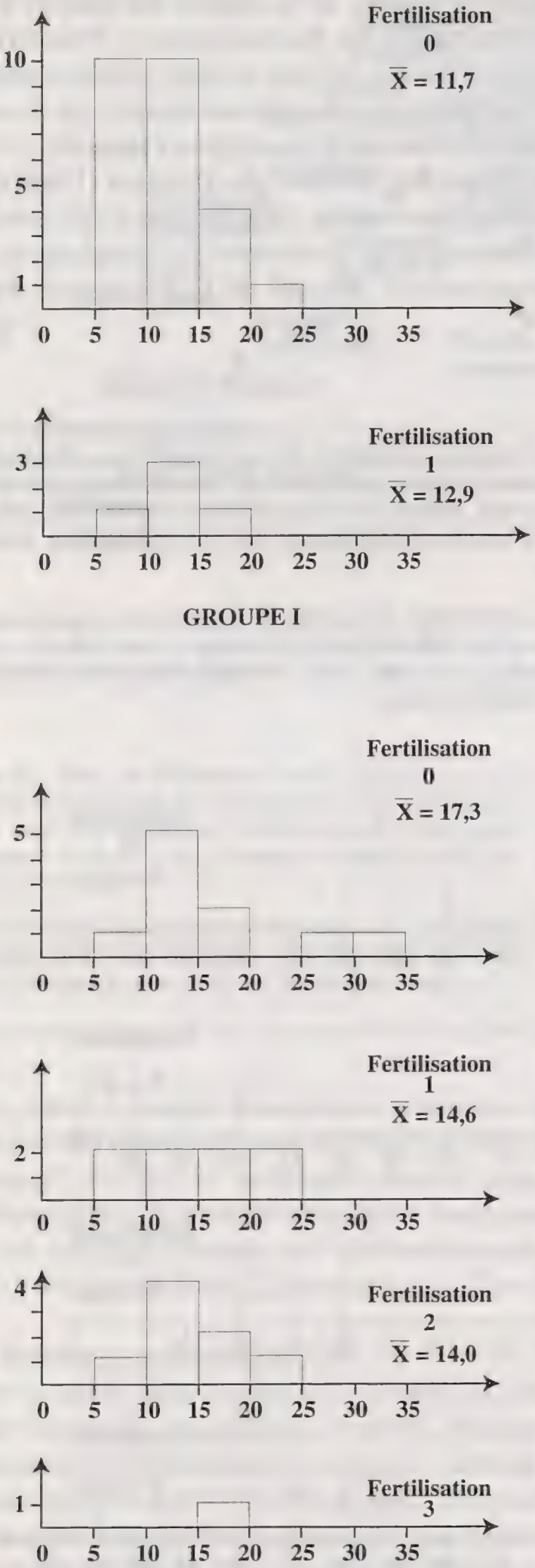
Source : MNHN

initiale des graminées productives dans la végétation. On peut supposer que tant que cette fréquence reste inférieure à un certain seuil..., la densité des plantes de ce groupe n'est pas suffisante pour que les phénomènes de compétition interspécifique résultant de l'action de la fumure s'exercent à leur profit".

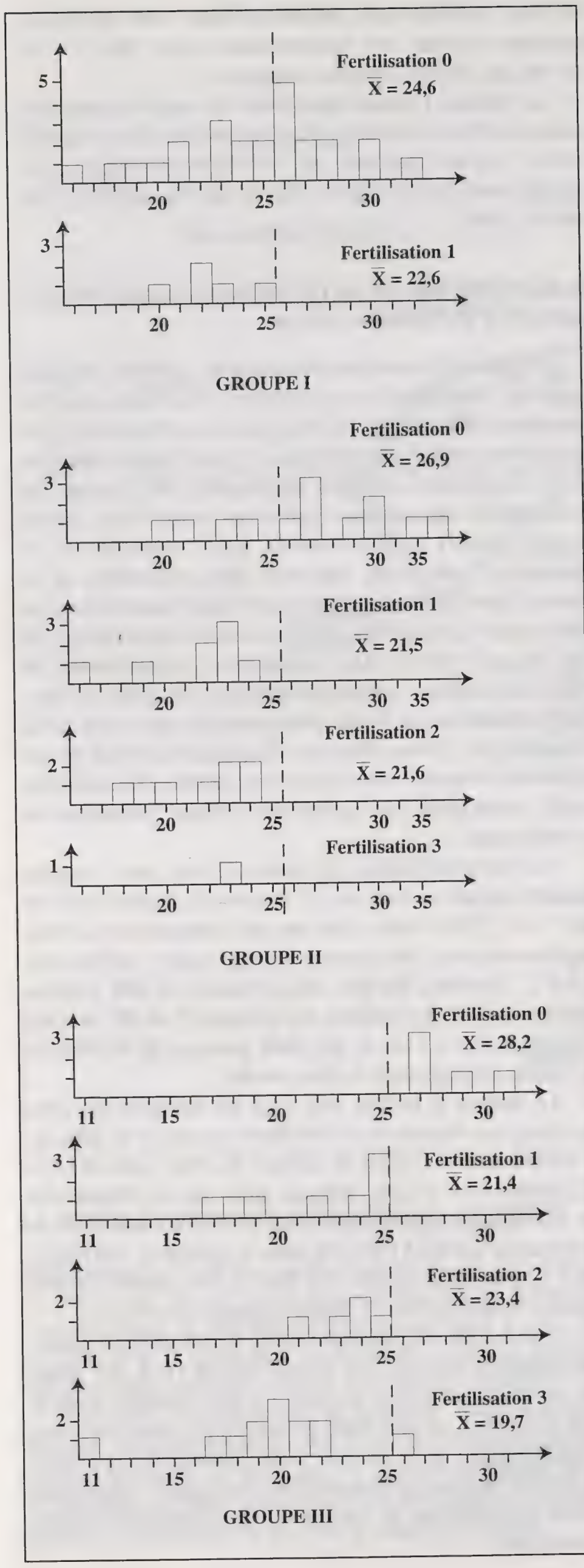
Dans les prairies étudiées, la fréquence relative moyenne des graminées bonnes fourragères en l'absence de fertilisation n'est pas liée à l'hygrophilie de la végétation, puisqu'elle reste à peu près constante, du groupe I au groupe III (successivement 11,5 %, 10,7 %, 13,1 %). Ce paramètre ne saurait donc expliquer l'habitude des éleveurs de ne pas fertiliser les prairies du groupe I même si un apport modéré de fumure azotée (catégorie 1) y produit des effets moindres sur les graminées fourragères que pour les groupes II et III (du groupe I au groupe III : 20,3 %, 24,2 %, 26,9 %). De même, une fertilisation de catégorie 2 donne des résultats identiques dans les groupes II et III (23,1 % et 23,0 %), et pourtant les prairies du groupe II ne reçoivent que rarement des apports azotés de catégorie 3.

FIG. 4.– Contribution relative des légumineuses au recouvrement végétal, en fonction de diverses catégories de fertilisation azotée. Abscisses = contribution relative à la somme des indices d'abondance-dominance (en %) Ordonnées = nombre de relevés.

Relative contribution of leguminous plants to the ground cover, as a function of the different levels of nitrogen input. x axis = relative contribution to the sum of the abundance-dominance index (%) y axis = number of plots.



Source : MNHN



Les incidences de l'azote sont généralement positives pour le développement des graminées (JEANGROS, 1993). Cette étude montre donc que la fertilisation a sur la structure de la végétation un effet immédiat, doublant la contribution relative des graminées bonnes fourragères dès les plus modestes apports d'azote, quelle que soit l'hygrophilie de la flore prairiale.

Contribution relative des légumineuses (FIG. 4).– L'engrais azoté a la réputation de faire régresser les légumineuses à partir d'un certain seuil (HEDIN *et al.*, 1972). D'après nos résultats, il semble être sans influence perceptible dans les conditions particulières du Val de Saône, vraisemblablement parce que le seuil minimum n'est pas atteint.

Effets de la fertilisation sur la richesse floristique (FIG. 5)

En l'absence de fertilisation, la richesse floristique (nombre d'espèces recensées par relevé) diminue lorsque l'hygrophilie de la prairie s'accroît (en moyenne, du groupe I au groupe III : 24,6 espèces, puis 26,9 et 28,2).

Selon PLANTUREUX *et al.* (1987), cette moindre richesse peut être expliquée par les conditions écologiques plus défavorables, et notamment l'excès d'eau dans le sol pendant une grande partie de l'année.

De façon générale, les incidences défavorables de l'azote sur la diversité floristique sont bien connues (THOMET & KOCH, 1993 ; JEANGROS, 1993). Dans les trois situations étudiées, l'effet dépressif de l'engrais apparaît dès les plus faibles doses. Si les catégories de fertilisation 1 et 2 produisent des effets peu différents, la catégorie 3 présente logiquement les incidences les plus prononcées, avec une chute de la richesse spécifique moyenne de 30 %.

Effets de la fertilisation sur les espèces protégées (FIG. 6)

Plusieurs espèces végétales de la prairie du Val de Saône bénéficient d'un statut légal de protection. *Gratiola officinalis et Viola elatior* sont protégées dans toute la France ; *Fritillaria meleagris, Carex melanostachya, Thalictrum simplex, Allium angulosum, Œnanthe fistulosa, Orchis laxiflora, Stellaria palustris* le sont dans la région Rhône-Alpes. A l'inverse de la diversité spécifique, l'abondance des espèces protégées en l'absence de fertilisation est la meilleure dans les faciès les plus humides (du groupe I au groupe III, nombre moyen par relevé : 4,0 puis 2,8 et 1,4). Elles font partie des espèces

FIG. 5.– Effets de la fertilisation azotée sur la richesse floristique Abscisses = nombre d'espèces par relevé, Ordonnées = nombre de relevés.

Effects of nitrogen fertilizer treatments on plant diversity. x axis = number of species, y axis = number of plots.

Source : MNHN

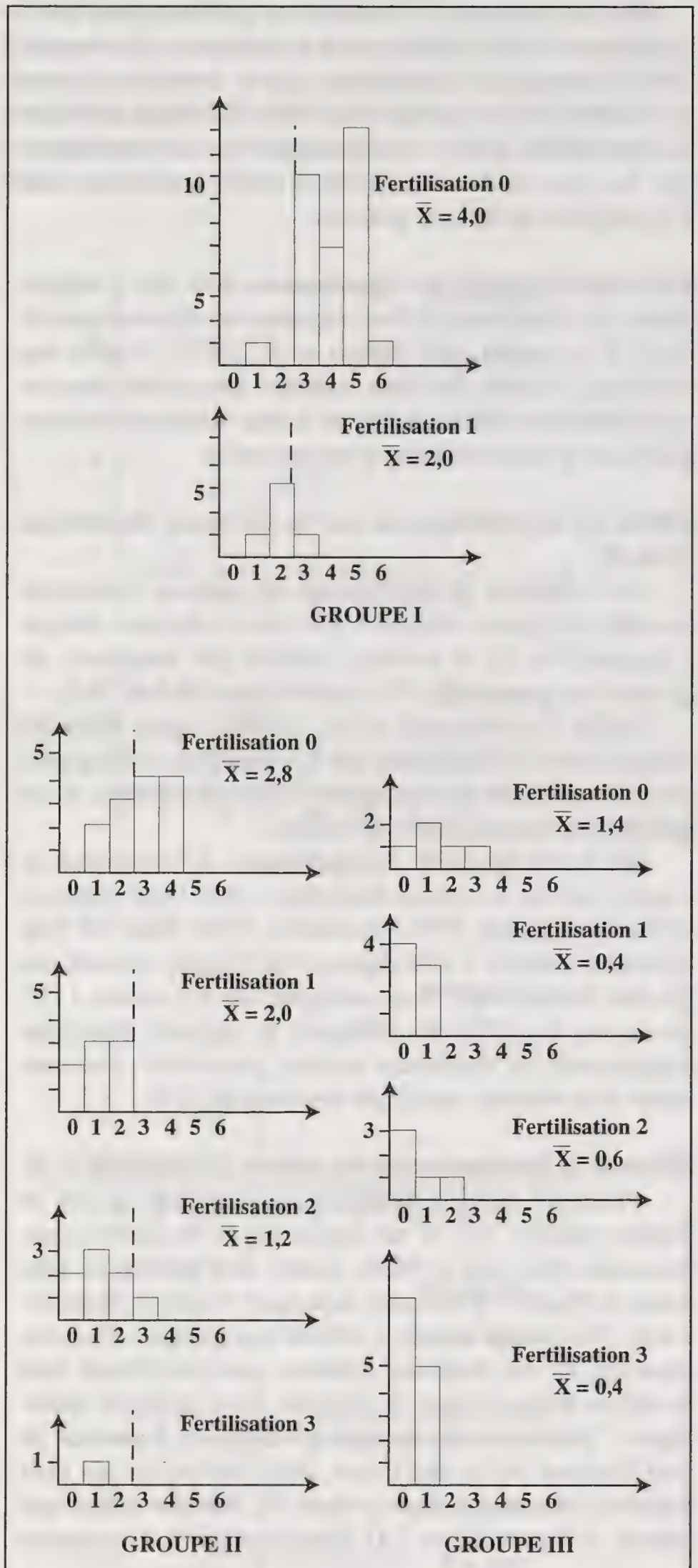


FIG. 6.– Effets de la fertilisation azotée sur les espèces protégées. Abscisses = nombre d'espèces par relevé, Ordonnées = nombre de relevés.

Effects of nitrogen fertilizer treatments on protected species. x axis = number of species, y axis = number of plots.

les plus sensibles aux engrais puisque leur abondance moyenne diminue très sensiblement, (entre 50 et 69 %) dès les plus faibles apports (catégorie 1).

Le tableau I montre que toutes les espèces protégées sont sensibles à la fumure. Dans les prairies des groupes II et III, la plus fréquente est *Fritillaria meleagris*, qui semble aussi être la moins affectée par les apports croissants d'azote.

VARIATIONS DES DENSITÉS DE *FRITILLARIA MELEAGRIS* ET D'*EUPHORBIA ESULA*

L'étude des variations des densités (nombre de pieds par unité de surface) peut utilement compléter celle des variations de fréquences. On ne peut en effet exclure que le maintien relatif de la fréquence d'une espèce dans une série de relevés, en dépit des apports de fumure, ne masque une dynamique régressive lente. Nous avons voulu étudier ce phénomène par l'exemple de la Fritillaire, espèce bien répandue dans l'ensemble de la prairie, dont le dénombrement des pieds (paramètre plus précis que l'estimation de l'abondance-dominance) est aisé, et qui s'est révélée comme étant apparemment de toutes les espèces protégées étudiées, la moins sévèrement affectée par la fertilisation (voir § : variations de la fréquence de divers éléments floristiques). Nous avons également observé la variation des densités d'*Euphorbia esula*, considérée par les éleveurs comme vénéneuse et envahissante.

Les dénombrements de pieds de ces deux espèces ont été réalisés au sein de 632 bandes de prairie de 10 m sur 2 m ; 184 d'entre elles ont été considérées comme représentatives des prairies du groupe I défini par l'A.F.C. (prairies les plus hygrophiles), et 448 comme représentatives des prairies des groupes II et III, suivant l'appartenance à l'un de ces trois groupes de la placette de relevé de végétation la plus proche.

Le tableau II montre que, dans les situations les plus humides, les densités de la Fritillaire diminuent de plus de la moitié avec les doses de fumure les plus modestes (de 2,2 pieds/10 m² à 1,0). Ailleurs, alors que les fréquences de la Fritillaire régressaient à peu près d'un tiers avec la fertilisation (de 92,3 à 62,5 % dans le groupe II ; de 60,0 à 38,5 % dans le groupe III - cf. TAB. I), ses densités se sont avérées inférieures de 77 % (de 6,0 pieds/10 m² à 1,4).

Les densités d'*Euphorbia esula*, semblent aussi systématiquement réduites par la fertilisation (TAB. II). Dans les sites les moins bien drainés, on peut compter jusqu'à 148 pieds/m2, ce qui peut évidemment compromettre l'intérêt-même de la récolte. Cette conséquence positive de la fertilisation sur la qualité des fourrages s'ajoute aux effets observés sur la fréquence des graminées bonnes fourragères.

Source : MNHN

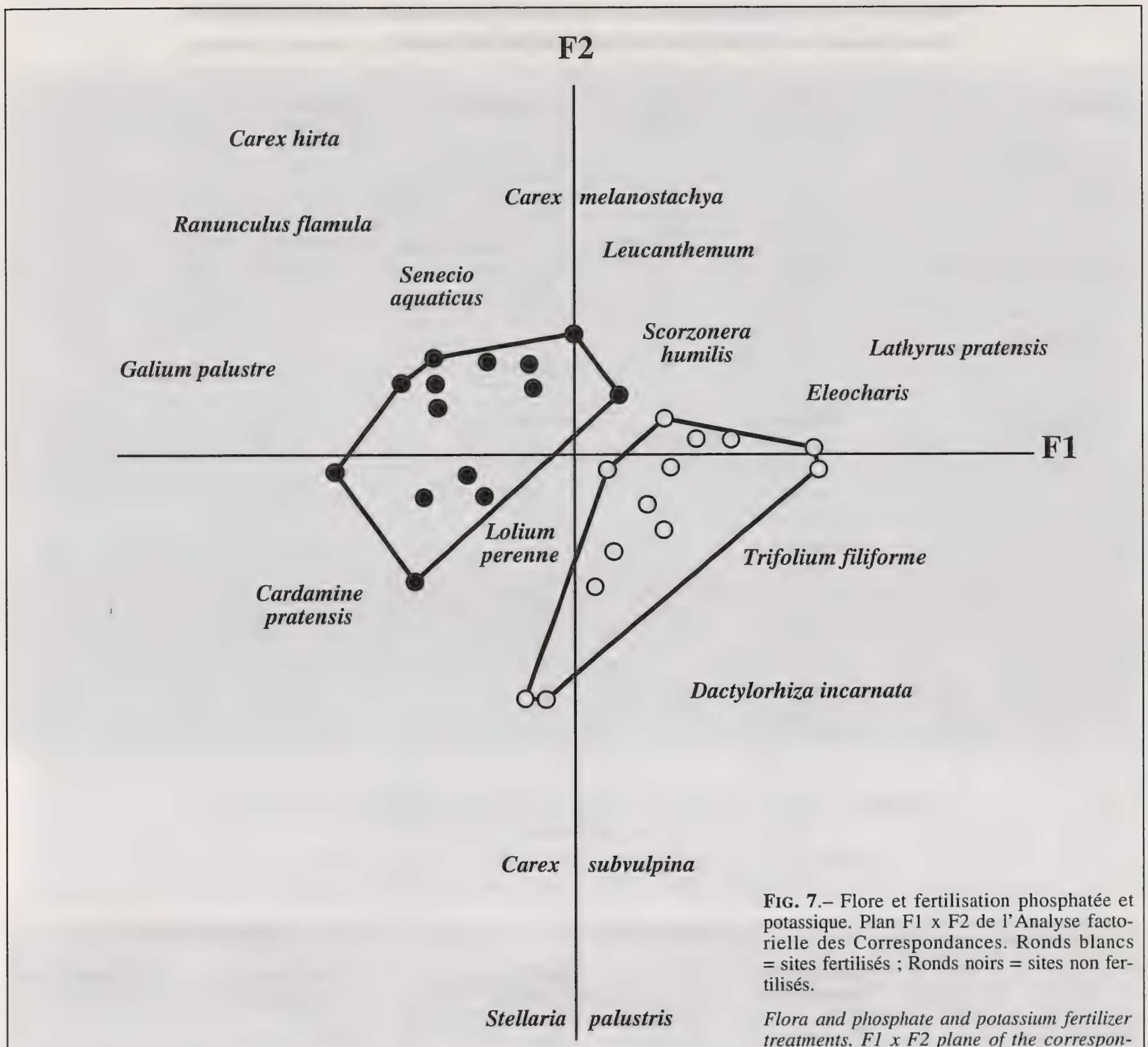


FIG. 7.– Flore et fertilisation phosphatée et potassique. Plan F1 x F2 de l'Analyse factorielle des Correspondances. Ronds blancs = sites fertilisés ; Ronds noirs = sites non fertilisés.

Flora and phosphate and potassium fertilizer treatments. F1 x F2 plane of the correspondence analysis. Open circles = plots treated with fertilizer ; Black circles = untreated plots.

LA FERTILISATION POTASSIQUE ET PHOSPHATEE

Méthodologie.– Une bande de prairie de fauche inondable de 400 m sur 150 m reçoit depuis 8 années une fertilisation potassique et phosphatée (5 à 600 kg/ha/an à 8 % de P, 12 % de K, 5 % de Mg). Cette bande de prairie épouse une très légère déclivité, jusqu'à un fossé de drainage.

La prairie voisine n'est pas fertilisée. Nous y avons délimité une autre bande de 400 m sur 150 m contigüe à la parcelle fertilisée de sorte que les conditions édaphiques, les altitudes extrêmes et la déclivité qui influencent l'inondabilité et l'humidité du substrat, y soient identiques.

Au sein de ces deux parcelles-échantillons, 27 relevés botaniques ont été réalisés les 23 et 24 mai 1992 : 14 dans la parcelle non fertilisée, 13 dans la parcelle recevant l'engrais potassique et phosphaté. Pour chacun de ces relevés, l'ensemble des espèces végétales présentes dans une aire de 5 m sur 5 m étaient recensées ; chaque espèce était affectée d'un coefficient d'abondance-dominance allant de 1 à 6.

Ces données ont été analysées par Analyse Factorielle des Correspondances.

Source : MNHN

TABLEAU I.– Fréquence des espèces protégées dans les relevés floristiques (n = nombre de relevés).

Percent frequency occurrence of protected species in the plant samples (n = number of samples).

GROUPE I	Catégorie 0 (n = 25)	Catégorie 1 (n = 5)
Gratiola officinalis	100,0 %	80,0 %
Œnanthe fistulosa	88,0 %	40,0 %
Fritillaria meleagris	60,0 %	20,0 %
Allium angulosum	56,0 %	20,0 %
Carex melanostachya	52 %	40,0 %
Stellaria palustris	32,0 %	0
Thalictrum simplex	8,0 %	0
Orchis laxiflora	4,0 %	0
Viola elatior	0	0

GROUPE II	Catégorie 0 (n = 13)	Catégorie 1 (n = 8)	Catégorie 2 (n = 8)
Fritillaria meleagris	92,3 %	25,0 %	62,5 %
Carex melanostachya	69,2 %	25,0 %	12,5 %
Allium angulosum	53,8 %	12,5 %	37,5 %
Gratiola officinalis	30,8 %	25,0 %	0
Thalictrum simplex	23,1 %	0	12,5 %
Viola elatior	7,7 %	0	0
Œnanthe fistulosa	0	12,5 %	0
Orchis laxiflora	0	0	0
Stellaria palustris	0	0	0

GROUPE III	Catégorie 0 (n = 5)	Catégorie 1 (n = 7)	Catégorie 2 (n = 5)	Catégorie 3 (n = 13)
Fritillaria meleagris	60,0 %	14,3 %	20,0 %	38,5 %
Carex melanostachya	40,0 %	28,6 %	20,0 %	0
Allium angulosum	20,0 %	0	20,0 %	0
Œnanthe fistulosa	20,0	0	0	0
Thalictrum simplex	0	0	0	0
Gratiola officinalis	0	0	0	0
Viola elatior	0	0	0	0
Orchis laxiflora	0	0	0	0
Stellaria palustris	0	0	0	0

TABLEAU II.– Densités de *Fritillaria meleagris* et *Euphorbia esula* (nombre de pieds/10 m²), en fonction des diverses catégories de fertilisation étudiées.

Fritillaria meleagris *and* Euphorbia esula *densities (number of stalks/10 m²), as a function of the different fertilizer treatments investigated in this study.*

	GROUPE I (A.F.C.)		GROUPES II ET III (A.F.C.)	
	Catégorie de fertilisation	Densité (pieds/10 m²)	Catégorie de fertilisation	Catégorie de (pieds/10 m²)
Fritillaria meleagris	0	2,2	0	6,0
	1	1,0	1	0,4
	–	–	2	1,4
	–	–	3	1,4
Euphorbia esula	0	14,8	0	5,0
	1	3,0	1	4,4
			2	1,2
			3	2,4
	Surface totale échantillonnée : Cat. 0 = 2200 m² Cat. 1 = 1460 m²		Surface totale échantillonnée : Cat. 0 = 4740 m² Cat. 1 = 1520 m² Cat. 2 = 780 m² Cat 3 = 1920 m²	

Source : MNHN

TABLEAU III.– Somme des indices d'abondance-dominance et contribution au recouvrement total, % des graminées, légumineuses et espèces protégées.

Sum of abundance-dominance index of Graminacea, leguminous plants and protected species and their contribution to the total vegetation

	Graminées		Légumineuses		Espèces protégées	
Sans PK	12	25,5 %	8	17,0 %	7	14,9 %
	17	32,7 %	11	21,2 %	7	13,5 %
	13	25,0 %	11	21,2 %	6	11,5 %
	16	31,4 %	12	23,5 %	3	5,9 %
	14	28,0 %	9	18,0 %	6	12,0 %
	11	21,1 %	7	13,4 %	11	21,2 %
	12	26,1 %	7	15,2 %	6	13,0 %
	14	28,0 %	5	10.0 %	6	12.0 %
	13	26,5 %	8	16,3 %	6	12,2 %
	13	27,7 %	8	17,0 %	5	10,6 %
	13	26,5 %	8	16,3 %	8	16,3 %
	13	26,5 %	7	14,3 %	7	14,3 %
	14	31,8 %	6	13,6 %	7	15,9 %
	12	26,1 %	6	13,0 %	8	17,4 %
Avec PK	20	33,9 %	20	33,9 %	2	3,4 %
	19	39,6 %	16	33,3 %	1	2,1 %
	14	31,1 %	13	28,9 %	4	8.9 %
	17	36,2 %	13	27,7 %	4	8,5 %
	18	34,6 %	12	23,1 %	3	5,8 %
	18	34,6 %	12	23,1 %	6	11,5 %
	20	35,7 %	15	26,8 %	3	5,4 %
	16	32,7 %	13	26,5 %	5	10,2 %
	22	46.8 %	9	19,1 %	5	10,6 %
	20	41,7 %	7	14,6 %	7	14,6 %
	17	34,0 %	13	26,0 %	3	6,0 %
	15	32,6 %	9	19,6 %	7	15,2 %
	13	28,3 %	10	21,7 %	9	19,6 %

RÉSULTATS

Les modifications de la végétation prairiale attribuables à la fertilisation potassique et phosphatée, sont suffisamment nettes pour séparer les deux échantillons sur le plan F1 x F2 de l'A.F.C. (FIG. 7).

Les caractéristiques des 27 relevés sont présentées dans le tableau III.

On remarque que la fertilisation s'accompagne d'une diminution de la diversité spécifique moyenne moins nette qu'à la suite des apports azotés, de 29,3 espèces à 27,5 (FIG. 8).

Ses effets sont sensibles aussi bien sur les légumineuses que sur les graminées, faisant croître leurs contributions aux recouvrements totaux (somme des indices d'abondance-dominance des légumineuses et des graminées/somme des indices d'abondance-dominance de l'ensemble de la flore), en moyenne de 16,4 % à 24,9 % chez les légumineuses et de 27,3 % à 35,5 % chez les graminées (FIG. 9). A l'inverse, la contribution des espèces protégées aux recouvrements totaux régresse (FIG. 10). Notamment, la fréquence dans les relevés de *Gratiola officinalis* diminue de 92,9 % à 76,9 %, celle d'*Œnanthe fistulosa* de 85,7 % à 53,8 %, celle de *Carex melanostachya* de 21,4 % à 7,7 %. Cependant, *Fritillaria meleagris* et *Orchis laxiflora* ne sont pas moins fréquents dans l'échantillon fertilisé et *Stellaria palustris* l'est même sensiblement plus (38,5 % contre 7,1 %) bénéficiant peut-être d'une ambiance plus fraîche au sein d'un couvert végétal plus dense et plus élevé (TAB. IV).

TABLEAU IV.– Fréquence des espèces protégées dans les relevés.

Percent frequency of occurrence of protected species in the samples.

	Sans PK	Avec PK
Fritillaria meleagris	85,7 %	84,6 %
Orchis laxiflora	100,0 %	100,0 %
Gratiola officinalis	92,9 %	76,9 %
Œnanthe fistulosa	85,7 %	53,8 %
Carex melanostachya	21,4 %	7,7 %
Stellaria palustris	7,1 %	38,5 %

Source : MNHN

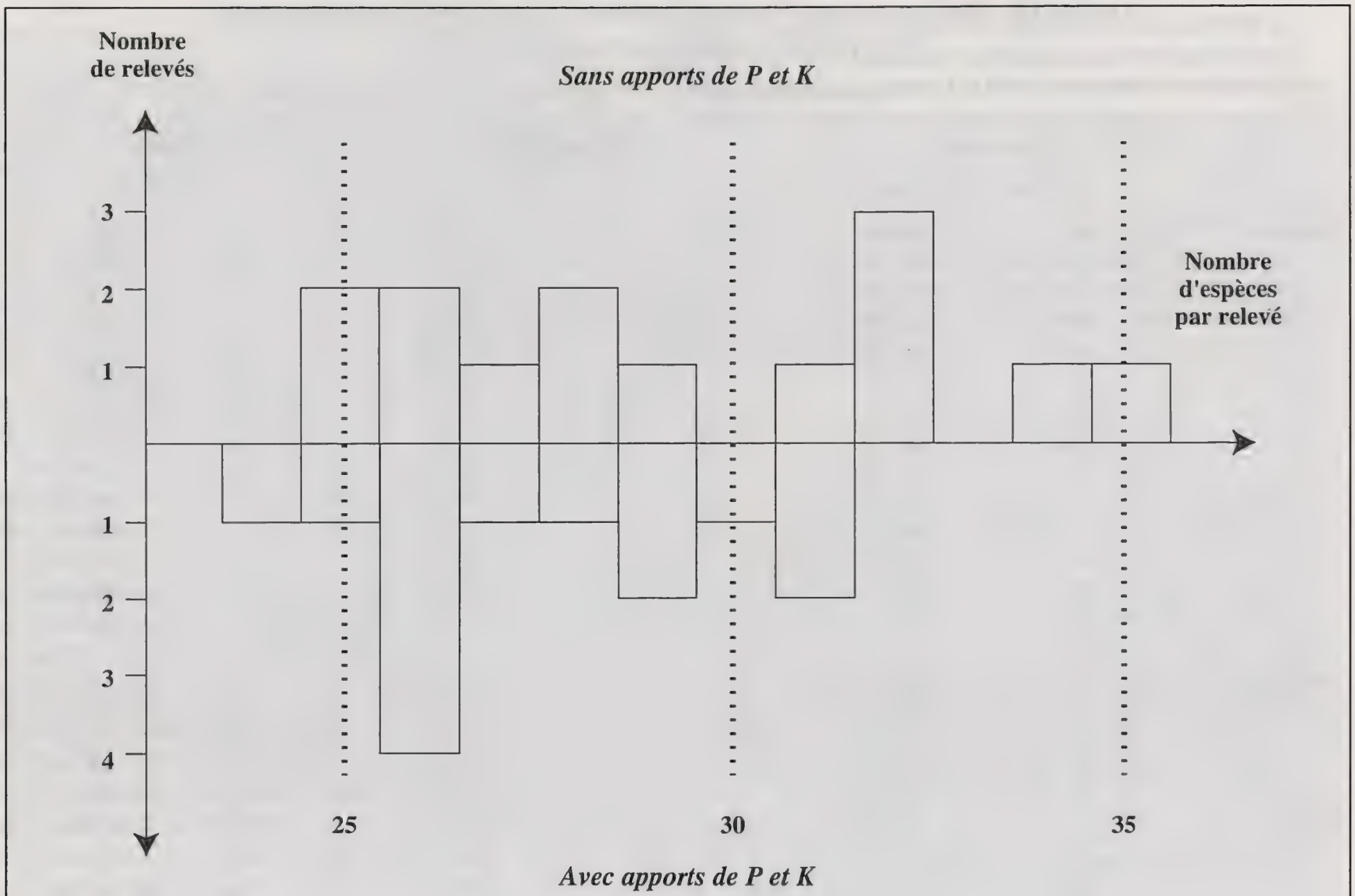


FIG. 8.– Comparaison des échantillons de prairie non fertilisée et fertilisée (P et K). Nombre d'espèces par relevés.

Comparison of (P and K) fertilizer-treated and untreated meadow samples. Number of plant species per sample.

CONCLUSION

Dans le Val de Saône, la fertilisation est surtout pratiquée dans des prairies qui sont bien drainées ou le moins longuement inondables. Les parties les plus basses et humides sont rarement fertilisées, bien que la fréquence des graminées bonnes fourragères, qui comptent parmi les principales bénéficiaires des apports d'engrais azotés, n'y soit pas inférieure. L'absence de fertilisation sur la prairie inondable la plus riche en espèces végétales protégées n'est donc pas garantie sur le long terme, d'autant que les densités d'*Euphorbia esula,* espèce considérée comme vénéneuse et qui peut être dominante dans certains faciès, sont sensiblement réduites avec la fertilisation azotée.

La richesse floristique et la présence des éléments les plus précieux de la flore des prairies inondables du Val de Saône sont subordonnées à l'oligotrophie du substrat ; les apports même modérés d'azote, l'épandage d'engrais phosphaté ou potassique, qui ajoutent aux pouvoirs fertilisants des crues de la rivière, doivent de ce fait être déconseillés. Cependant, toute politique conservatoire responsable devra tenir compte de l'intérêt de l'exploitant, qui, en l'absence de fertilisation, perd le bénéfice d'une fréquence améliorée dans le foin des graminées bonnes fourragères, voire des légumineuses. D'autant que, outre ses effets sur la structure de la végétation, la fertilisation permet un accroissement des quantités produites de fourrages (SCHMID & THONI, 1993). Stimulant le développement des graminées précoces (*Alopecurus pratensis* notamment), la fertilisation favorise aussi l'apparition de phénomènes de verse (MAGNANON, 1991) qui incitent à des fauches précoces dont on connaît les incidences sur l'avifaune prairiale (BROYER, 1994).

La conservation des prairies naturelles du Val de Saône et de leur richesse floristique doit donc logiquement s'accompagner de mesures compensatoires en faveur des exploitants.

Source : MNHN

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement M. le Professeur R. DELPECH d'avoir bien voulu relire et critiquer une première version de ce texte.

BIBLIOGRAPHIE

BOURNÉRIAS, M., 1979.– *Guide des groupements végétaux de la région parisienne.* Sédes, Paris : 509 p.

BROYER, J., 1991.– *Conservation des écosystèmes agricoles dans le Val de Saône et dans la Dombes : définition de normes de gestion.* FRAPNA/SRETIE : 120 p.

BROYER, J., 1994.– La régression du Râle de genêts *Crex crex* en France et la gestion des milieux prairiaux. *Alauda* 62 (1) : 1-7.

BROYER, J. & LAURANSON-BROYER, J., 1984.– *Fenaisons tardives et conservation de la biodiversité dans les prairies inondables du Val de Saône.* O.N.C./I.S.A.R.A. : 34 p.

CORNET, H. & DELORME, E., 1900.– Prairies du cours inférieur de la Saône. *Annales agronomiques* : 26.

DELPECH, R., 1966.– Une application agronomique de la phytosociologie expérimentale : contribution à l'étude de l'action de la fertilisation minérale sur la végétation des prairies permanentes du Val de Saône. *Acad. Agric. France* : 50-60.

DUVIGNEAUD, J., 1989.– La végétation des prairies de la plaine alluviale de la Saône. *Coll. Phyt. XVI* : 211-231.

FRILEUX, P.N., 1977.– *Les groupements végétaux du Pays de Bray. Caractérisation, écologie, dynamique.* Thèse d'Etat. Rouen : 206 p. + 48 tabl.

GREVILLIOT, F. 1992.– *Premiers éléments d'une étude de la dynamique de la végétation prairiale de la vallée de la Meuse.* D.E.A., Metz : 37 p.

HEDIN, L., KERGUELEN, M. & de MONTARD, F., 1972.– *Ecologie de la prairie permanente française.* Masson, Paris : 229 p.

JEANGROS, B., 1993.– Prairies permanentes en montagne. I - Effets de la fréquence des coupes et de la fertilisation azotée sur la composition botanique. *Revue Suisse Agric.* 25 (6), 345 - 360.

MAGNANON, S., 1991.– *Contribution à l'étude des prairies naturelles inondables des marais de Donges et de l'estuaire de la Loire. Phyto-écologie, Phytosociologie, Valeur agronomique.* Thèse de Doctorat, Nantes : 269 p.

MERIAUX, S., LEFEVRE, J.M., JOLLIET, E. & PEREZ, M.C.,

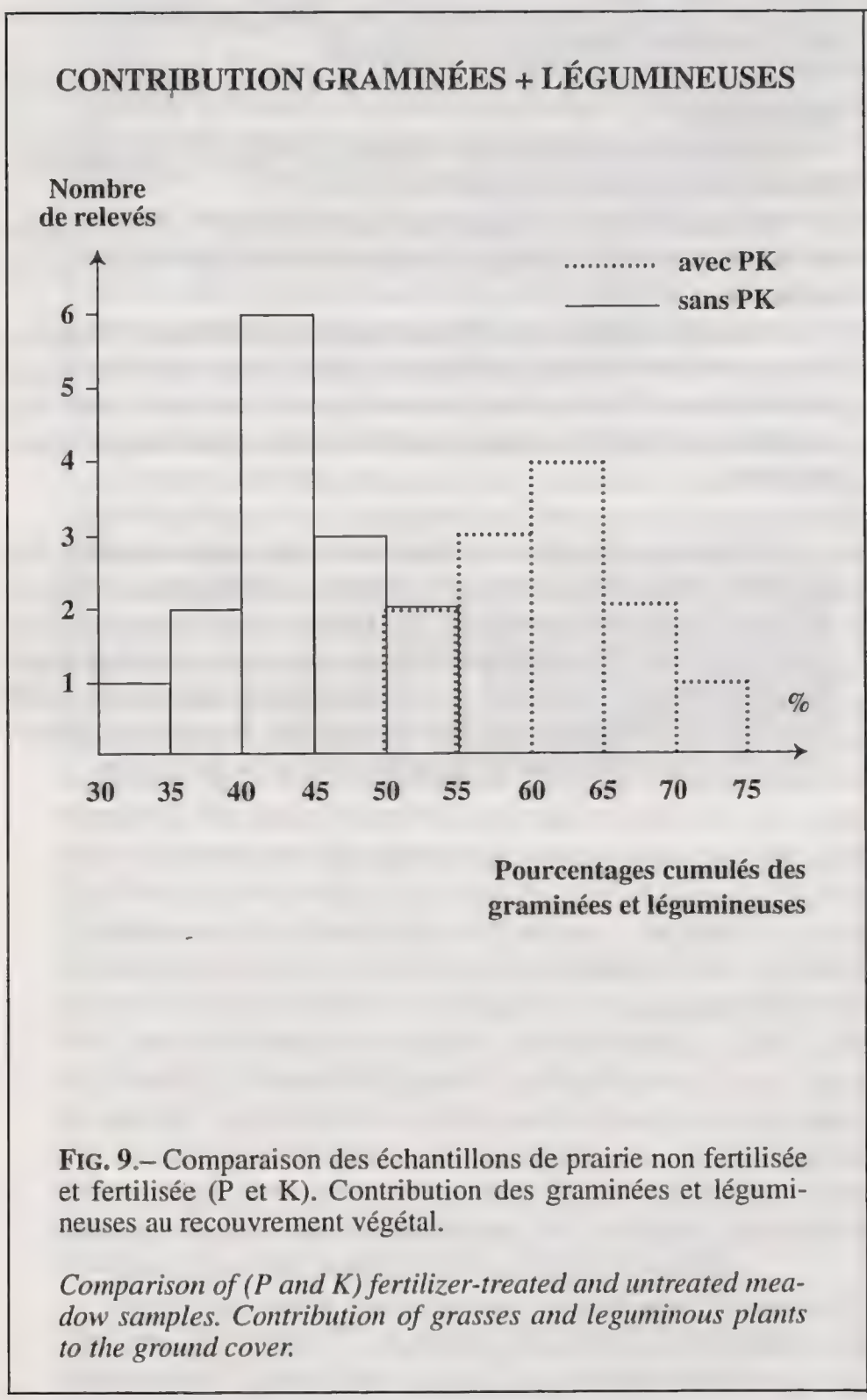


FIG. 9.– Comparaison des échantillons de prairie non fertilisée et fertilisée (P et K). Contribution des graminées et légumineuses au recouvrement végétal.

Comparison of (P and K) fertilizer-treated and untreated meadow samples. Contribution of grasses and leguminous plants to the ground cover.

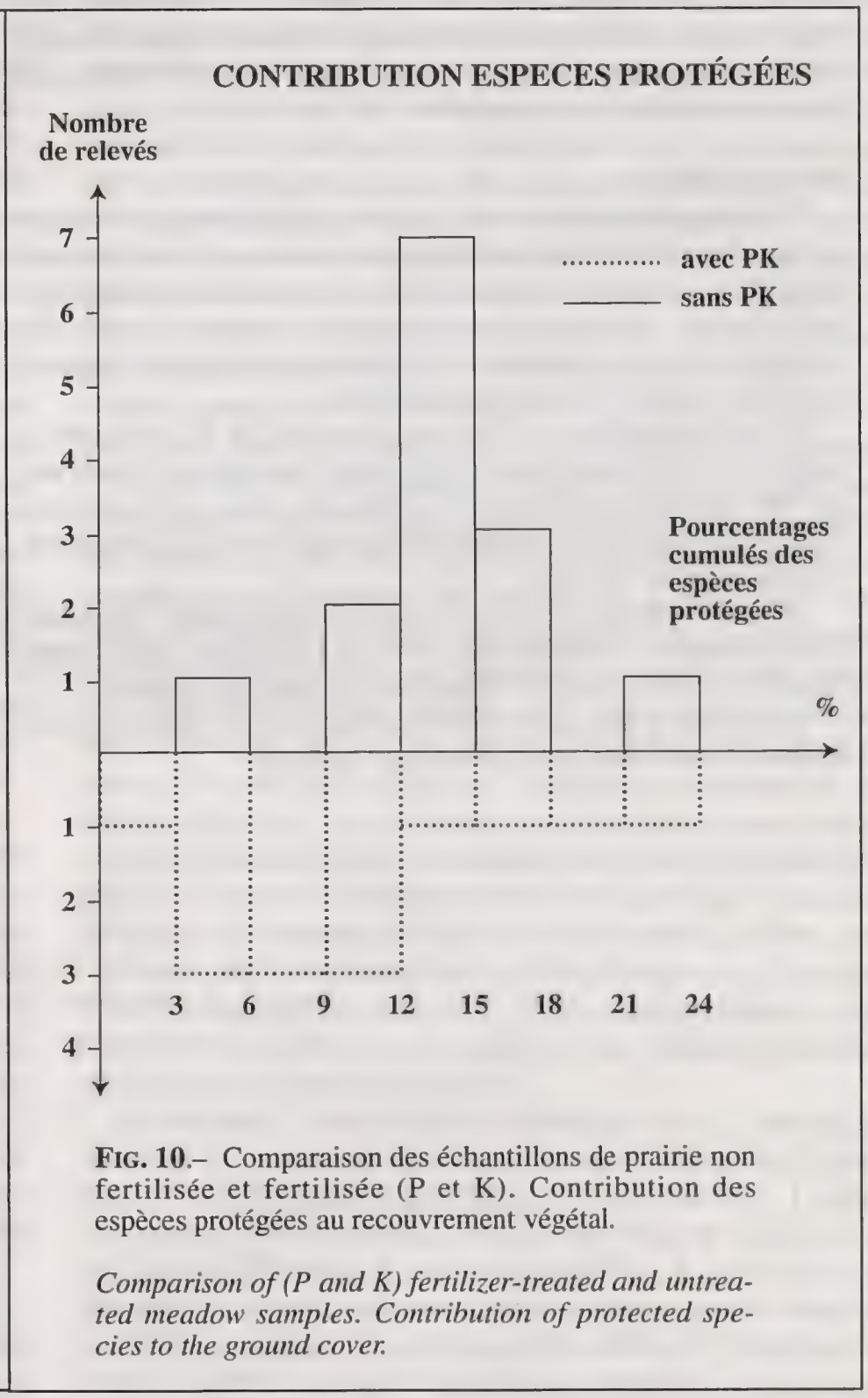


FIG. 10.– Comparaison des échantillons de prairie non fertilisée et fertilisée (P et K). Contribution des espèces protégées au recouvrement végétal.

Comparison of (P and K) fertilizer-treated and untreated meadow samples. Contribution of protected species to the ground cover.

Source : MNHN

1963.– Action de la fertilisation sur la productivité des prairies naturelles du Val de Saône. *Fourrages*, Mars 1963 : n° 13.

PLANTUREUX, S., BONISCHOT, R. & GUCKERT, A., 1987.– Effet des techniques d'intensification sur l'évolution de la végétation des prairies permanentes lorraines. *Acta œcol. Œcol. appli.*, 8 (3) : 229-246.

SCHMID, Ch. & THONI, E., 1990.– Wirkung von Schnitthäufigkeit und Stickstoffdüngung auf eine Naturweise. Resultate eines 10 jährigen Versuchs. *Rech. agron. en Suisse* 29 (2-3) : 177-201.

THOMET, P. & KOCH, B., 1993.– Langerfristige Auswirkungen von Düngung und Schnittregime auf eine Heumatte. *Landwirtschaft Schweiz.* 6 (2) : 107-114.

TRIVAUDEY, M. J., 1989.– Les prairies longuement inondables de la Saône. *Coll. Phyt.* XVI : 818-823.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The aim of this work is to describe the effects of artificial fertilization on the flora of flooded meadows in the Saône Valley (Eastern France). This flora is rich in protected species *(Gratiola officinalis, Fritillaria meleagris, Carex melanostachya, Oenanthe fistulosa, Allium angulosum, Orchis laxiflora...).* Nonetheless, the meadows can provide an excellent fodder. It is therefore necessary to define management principles which could help to maintain the botanical interest of these meadows.

Nitrate fertilizers

The sampled meadows cover a surface of 116 hectares. In order to describe the fertilization habits in each parcel, the farmers working in this area were questioned. As a result, four categories were created : category 0 = no fertilization ; category 1 = 30 - 50 nitrate units/ha/year ; category 2 = 80 nitrate units/ha/year ; category 3 = liquid manure + 50 nitrate units/ha/year.

In these meadows, the flora was described in 91 plots with a surface of 25 m² : a census of every present species was carried out and the abundance-dominance (coefficient from 1 to 6) of each species was estimated. The obtained data were analysed by means of Correspondences Analysis.

From this Analysis, we can see that the flora is mainly influenced by soil dampness : therefore the effects of fertilization were studied separately in three categories of meadows of increasing wetness.

The results of this study show that the effects of nitrates can be observed even when inputs are not very important :

- without any fertilization, the mean number of species/plot ranges from 24,6 to 28,2, and is highest when meadows are less wet. This richness decreases steadily in fertilized meadows, up to 30 % from category of fertilization 0 to category 3 ;
- protected species are less and less frequent. Moreover, their global abundance (in each plot : sum of their abundance-dominance coefficients/sum of abundance-dominance coefficients of all present species) decreases (- 50 to 69 %), from category 1 onward ;
- on the other hand, moderate fertilization (30 to 50 units) allows fodder Graminaceae (*Poa pratensis* and *trivialis, Alopecurus pratensis, Lolium perenne, Festuca pratensis...*), to become twice as abundant. The abundance of leguminous plants is almost everywhere the same, with no regard to the level of fertilization.

Moreover, additional work on the invasive and toxic species *Euphorbia esula* shows that nitrates reduce the densities (number of stems/10 m²) of this plant considerably.

Phosphate and Potassium

In the same way, the effects of phosphate and potassium were studied in a meadow with a surface of 12 hectares from which 6 hectares had been fertilized for 8 years, and 6 hectares had not been fertilized. On 27 plots, a census of the plants was carried out and their abundance-dominance was estimated.

Correspondences Analysis demonstrates the effects of fertilization.

Both leguminous plants and Graminaceae become more abundant (24,9 % VS 16,4 % and 36,0 % VS 27,3 %).

The mean number of species decreases from 29,3 to 27,5, but the difference is not as important as has been observed in the case of nitrates.

Some protected species *(Gratiola officinalis, Œnanthe fistulosa, Carex melanostachya)* are less abundant, whereas *Fritillaria meleagris* and *Orchis laxiflora* are equally abundant, and the abundance of *Stellaria palustris* increases in the fertilized part of the meadow.

In conclusion, for the conservation of plant species diversity and the safeguarding of the rarest ones, absence of fertilization should be the rule. But in such conditions, the fodder value is not as high as would have been the case when fertilizers were used : nitrates improve the proportion of Graminaceae, whereas phosphate and potassium increase the abundance of Graminaceae and leguminous plants. Therefore, some compensation should be offered to the farmers.

Source : MNHN

ANALYSES D'OUVRAGES

Maxime LAMOTTE.- Théorie actuelle de l'évolution. Collection "Histoire et Philosophie des Sciences". Hachette, Paris, 1994, 444 pages, prix 240 F.

Ce livre débute par une longue première partie consacrée à la structure et aux variations des systèmes écologiques. Après une description des traits généraux de la structure et du fonctionnement de la biosphère actuelle, l'auteur s'attache à démontrer que les systèmes écologiques possèdent une structure taxinomique, c'est-à-dire une composition qualitative et quantitative en espèces qui n'est pas quelconque, mais dépend de l'histoire des écosystèmes, de leur complexité structurale actuelle et du jeu des interactions existant entre les diverses populations en présence. Un chapitre consacré à la structure spatiale des écosystèmes s'impose donc. Sans pouvoir développer une description détaillée de l'immense diversité structurale des écosystèmes de la planète, M. LAMOTTE montre comment l'hétérogénéité structurale, élevée même dans des écosystèmes simples, offre des conditions d'existence extrêmement variées, renforcées par la diversité des tailles des êtres vivants eux-mêmes. Sans fournir directement d'explication, ce fait aide à mieux cerner les raisons possibles de la coexistence d'un nombre élevé d'espèces dans un même système écologique. Mais ce nombre dépend aussi des interactions spécifiques, auxquelles est consacré le chapitre suivant. Il traite des relations trophiques, des relations démographiques entre espèces consommatrices et espèces consommées, des relations de mutualisme et de symbiose, de la compétition entre deux espèces. Il s'achève sur l'idée que la complexité globale des interactions entre espèces contribue à limiter la compétition interspécifique et facilite donc, tout comme l'hétérogénéité du milieu, la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces. M. LAMOTTE souligne aussi que la multiplicité des interactions va jouer un rôle fondamental vis-à-vis de la sélection naturelle, en lui conférant "subtilité" et "imprévisibilité". Se trouvent ainsi introduites deux idées majeures de l'ouvrage : l'importance fondamentale des interactions biotiques dans la sélection, la variabilité et la complexité des facteurs de sélection rendant celle-ci difficilement prévisible. Le chapitre suivant, sous le titre "permanence et évolution des écosystèmes", analyse les changements qui, à court et moyen terme (quelques milliers d'années), affectent les écosystèmes. Les notions de succession et de climax sont ainsi présentées et discutées -noblesse oblige- mais l'idée principale de l'auteur n'est pas là: le plus important, pour lui, est la capacité des systèmes écologiques à répondre rapidement à des variations du milieu par des ajustements de leur structure taxinomique, sans intervention sensible de phénomènes génétiques, mais avec des modifications des systèmes d'interactions biotiques, donc des modalités de la sélection naturelle.

La première partie s'achève par un panorama du renouvellement des "biosphères", un pluriel qui n'est pas une quelconque concession à l'idée d'une succession par bouleversements, mais qui signifie les profonds changements qui ont marqué l'histoire de la vie, changements qui se sont produits alors même que les lignées phylogénétiques sont évidemment continues, de génération en génération. Ceci conduit M. LAMOTTE à prendre d'emblée une position radicale, qui expliquera sa contestation vigoureuse de certaines théories récentes élaborées par des paléontologues : les mécanismes qui ont permis l'évolution ont une dimension fondamentalement biologique, et ne peuvent donc en aucun cas ressortir à la paléontologie. C'est donc par une démarche biologique qu'il faut approcher ces phénomènes, mais une démarche qui permette de situer des phénomènes uniquement observables sur des temps brefs dans le tempo de l'évolution : M. LAMOTTE explicite fort bien ce qui reste la seule logique utilisable, celle de l'actualisme, extrapolation aux temps passés des phénomènes actuels. Mais il énonce aussi les difficultés de cette méthode, liées pour une part à une approche trop restrictive de la sélection naturelle, trop étudiée par des "généticiens de laboratoire" négligeant la complexité des mécanismes de sélection, associée à la multiplicité des interactions concernant toute population dans son environnement naturel. Une conception trop simpliste des phénomènes actuels ne peut fournir une interprétation satisfaisante des processus évolutifs. Par ailleurs, M. LAMOTTE souligne l'insuffisance de la prise en compte des phénomènes fortuits - du "hasard" - qui s'expriment non seulement au niveau génétique, mais à celui des biocénoses. Ces remarques introduisent tout naturellement à la deuxième partie, consacrée aux mécanismes intervenant dans les transformations génétiques des populations.

Un premier chapitre, classique, traite de l'origine et de la transmission de la variation au sein des populations. L'idée majeure qui est dégagée par l'auteur est que, si la production de variabilité est considérable à l'échelle d'une population, la probabilité qu'un allèle en remplace un autre en se répandant dans une population est extrêmement faible, sauf évènement fortuit dans une population d'effectif très réduit, à moins que le processus ne soit favorisé par la sélection. Cette notion majeure fait l'objet du chapitre suivant, qui en précise la définition, l'expression mathématique et la mise en évidence expérimentale. Le chapitre suivant décrit la diversité et la complexité des modalités de la sélection naturelle ; il rappelle notamment l'influence du contexte génétique d'une population sur les valeurs sélectives d'un couple d'allèles, puis l'influence de l'environnement physico-chimique sur les valeurs sélectives des génotypes, et enfin celle des facteurs biotiques, dont la densité de la population. Les rapports entre sélection naturelle et compétition sont ensuite envisagés.

Un chapitre, essentiel dans la démarche de M. LAMOTTE, est consacré à "l'intervention inéluctable des phénomènes fortuits dans la transformation génétique des populations". L'auteur s'explique d'abord sur ce qu'il entend par "hasard" dans le cadre des notions élémentaires sur les probabilités. A partir de là, est présentée la notion classique de dérive génique et celle, associée, d'effet de fondation de premier ordre, définies à l'échelle d'un couple d'allèles. Mais des évènements fortuits se produisent aussi à l'échelle du génome : tout phénomène de fondation

Source : MNHN

- passage d'une population par un effectif réduit- peut provoquer simultanément plusieurs effets de premier ordre, et conduire à une forte réorganisation du génome, avec un nouvel équilibre sélectif : il y a effet de fondation de deuxième ordre. M. LAMOTTE introduit alors une notion complémentaire, essentielle dans sa conception : les effets de fondation de troisième ordre, associés à la réorganisation des écosystèmes induite par des évènements rapides d'origine extérieure ou à la constitution de nouveaux assemblages d'espèces par colonisation. Les changements qui en résultent concernant les réseaux d'interactions biotiques se traduisent par de nouveaux contextes sélectifs, dont les effets s'expriment sur des populations elle-mêmes modifiées par les effets de premier et second ordres.

Le polygénotypisme, ou polymorphisme génétique, concept qui généralise celui de polymorphisme, est ensuite étudié: après le constat de son omniprésence, l'auteur analyse les mécanismes qui assurent son maintien : jeu des mutations, supériorité des hétérozygotes, sélection diversifiante, hétérogénéité du milieu, incidence des fluctuations fortuites, des phénomènes migratoires, rôle des liaisons géniques. L'auteur souligne pour terminer que le polygénotypisme est un phénomène général, qui confère à chaque espèce souplesse et rapidité d'adaptation aux variations du milieu.

La deuxième partie s'achève par un chapitre qui, en reprenant les idées essentielles précédemment dégagées, trace les lignes de force de ce que M. LAMOTTE appelle la Théorie actuelle de l'évolution, héritière de la Théorie synthétique de l'évolution, constituée aux environs de l'année 1940, mais enrichie depuis par les données de l'écologie évolutive et par une meilleure compréhension du rôle des phénomènes fortuits.

Une troisième partie, plus courte mais essentielle, est consacrée au phénomène de spéciation chez les organismes sexués. Un chapitre analyse les caractéristiques des processus anagénétiques (transformation progressive d'une lignée) puis la spéciation, étape initiale de la divergence de deux lignées évolutives. Les divers mécanismes de spéciation sont passés en revue. Le chapitre suivant aborde de façon synthétique les difficultés inhérentes au concept biologique de l'espèce, difficultés qui témoignent justement de l'existence de processus de spéciation en cours, ce qui conduit l'auteur à insister sur le rôle évolutif de la spéciation.

La quatrième et dernière partie, dans une perspective à la fois descriptive et interprétative, pose le problème de l'évolution des lignées. Un premier chapitre évoque ainsi les questions de l'orthogenèse, de l'irréversibilité, des radiations adaptatives, des relais, des extinctions, de la persistance de taxons anciens. Questions, mais non explications. Il faut revenir aux mécanismes biologiques intervenant dans l'évolution des lignées ; c'est l'objet du chapitre suivant, où sont remis en perspective la sélection naturelle et la spéciation, et qui débouche sur les problèmes de convergence et de coévolution, au travers d'une réflexion sur le concept d'adaptation.

M. LAMOTTE aborde ensuite les problèmes de durée des phénomènes évolutifs. Il rappelle les notions de micro- et de macro-évolution, celle de "taux" d'évolution, puis discute les facteurs influençant la vitesse d'évolution. Il pose alors le problème des relations entre vitesse d'évolution et spéciation, et, à cette occasion, fait une critique vigoureuse de la théorie des "équilibres ponctués" de GOULD & ELDREDGE : "rien ne permet au paléontologiste (...) de légiférer sur les phénomènes biologiques qui conduisent, les uns à des variations morphologiques, parfois minimes, liées aux mécanismes génétiques, les autres à la spéciation, isolement sexuel entre deux populations". M. LAMOTTE considère en effet qu'une vision de paléontologiste, appuyée sur une documentation qui ne peut révéler les processus biologiques fondamentaux mis en jeu dans la diversification des lignées, conduit à une théorie illusoire. Un dernier chapitre aborde l'évolution du matériel génétique -accroissement quantitatif, diversification qualitative- et le problème des gènes neutres, à propos duquel il discute, de façon nuancée, "la théorie neutraliste de l'évolution" de Kimura.

Une conclusion générale reprend les idées majeures de l'ouvrage et offre, en un condensé très clair, ce qui fait l'essentiel de la compréhension actuelle de l'évolution. On le voit, l'ouvrage de M. LAMOTTE est d'une grande richesse ; il est aussi d'une grande force didactique, par sa construction très rigoureuse et la clarté de son écriture. Il est l'expression synthétique de la pensée d'un biologiste à la fois généticien des populations, écologue et zoologiste, qui a vu combien les théories sur l'évolution, y compris la théorie synthétique, ont souffert d'une absence de prise en compte sérieuse des acquis de l'écologie. Vis-à-vis de la sélection naturelle, en particulier, c'est à un autre regard que celui des généticiens classiques qu'invite M. LAMOTTE. Il offre aussi une compréhension plus complète, plus profonde, du rôle des phénomènes fortuits intervenant aux différents niveaux d'organisation du monde vivant. M. LAMOTTE n'a pas cherché à prendre en compte les développements les plus récents de la connaissance de la structure du matériel génétique des Eucaryotes et les apports de l'analyse comparative des séquences de certains gènes. Il a surtout voulu montrer en quoi il faut aujourd'hui rechercher une synthèse encore plus vaste que celle qu'apportait il y a quelques décennies la théorie "synthétique": ce livre est au fond un témoignage personnel de l'un de ceux qui ont fait beaucoup pour que cette théorie dite synthétique pénètre en France et qui a fait beaucoup pour que l'écologie s'y développe. En montrant pourquoi les recherches sur la structure et le fonctionnement des systèmes écologiques peuvent éclairer en profondeur la compréhension des processus évolutifs, M. LAMOTTE n'offre pas seulement un livre important pour comprendre l'histoire des idées sur l'évolution, mais il indique des chemins à explorer.

Patrick BLANDIN

P. OZENDA.– *Végétation du Continent Européen.* Delachaux & Niestlé. Lausanne, Paris, 1994, 271 pages, 148 fig. et cartes.

Un exposé moderne et suffisamment détaillé de la végétation du sous-continent européen à la lumière des plus récents travaux est le bienvenu. Son auteur était des plus qualifiés pour réaliser ce travail. L'ouvrage s'ouvre par une interrogation *"Une étude de la végétation : pourquoi ?"* Il n'y a pas de réponse : il s'agit en effet d'un rappel, certes clair et concis, des niveaux d'intégration depuis l'espèce jusqu'aux biocénoses et écosystèmes, ainsi que de la notion de zonalité. Mais c'est dans l'avant-propos que le lecteur trouvera cette réponse.

Les conditions physiques, où sont développées surtout les facteurs climatiques, constituent un autre chapitre introductif où les diagrammes ombrothermiques, largement utilisés par la suite, figurent en bonne place. Quant à la formation des sols elle est réduite à une page et l'auteur renvoie fort à propos aux publications de DUCHAUFOUR.

Dans un troisième chapitre préliminaire, consacré à la flore européenne, on trouve un exposé sur la répartition de la richesse aréale, celle des formes biologiques (avec un intéressant tableau

Source : MNHN

de la répartition géographique des Ericacées), l'évolution de la flore depuis le tertiaire jusqu'à maintenant, avec trois courbes à différentes échelles de temps des variations présumées de la température moyenne annuelle. Un exposé des notions de territoire, coupure et cortège floristiques termine ce chapitre.

On entre au cœur du sujet avec l'établissement des "grandes régions biologiques de l'Europe" qui n'a pas fait l'unanimité si l'on compare les 4 cartes reproduites. L'auteur a suivi naturellement les zones thermiques échelonnées en latitude, avec une subdivision de la ceinture médio-némorale d'ouest en est en rapport avec la diminution des influences océaniques. La carte reproduite en double page sous la couverture, donc facilement consultable, donne l'énumération et les limites des domaines, ceintures et secteurs.

Mais il existe aussi des "végétations azonales" qui sont regroupées en un chapitre : végétations côtières, aquatiques, riveraines et sur tourbe. La flore caractéristique de ces unités azonales est particulièrement menacée.

Viennent ensuite les présentations, du nord au sud, des domaines de végétation. Le domaine boréal est caractérisé par trois secteurs floraux d'est en ouest et montre une zonation de la végétation du nord au sud depuis la toundra jusqu'à la taïga ou forêt de conifères, séparées par un large écotone de toundra arborée, la taïga du sud étant elle-même une transition vers la zone némorale de feuillus. Des indications illustrées sur le climat, le repeuplement forestier post-glaciaire, la productivité des deux conifères principaux de la taïga, les types de tourbières en Finlande, les secteurs floraux depuis l'Oural jusqu'à la Scandinavie et l'Islande, apportent des éléments d'information variés sur ce domaine.

Le domaine atlantique est traité suivant le même plan : climat, flore, secteurs et sous-secteurs. Ces derniers présentent un découpage original avec l'exclusion du Massif Central à l'exception des bas plateaux limousins ; celui-ci a été rattaché par l'auteur au domaine alpin bien qu'il soit habituellement compris dans le domaine atlantique avec ses hêtraies climaciques à *Scilla lilio-hyacinthus* et *Euphorbia hibernica*, espèces eu-atlantiques, ses landes avec *Erica cinerea* (voir la fig. 7-3). Nous avons relevé au passage quelques inexactitudes mineures : les "blanket-bogs" hyperatlantiques existent aussi sur les montagnes du nord de l'Angleterre ; les altitudes de 400 m sont sur les confins sud de la Basse-Normandie et non en Bretagne ; le Sapin a certes été introduit aux environs d'Alençon, mais plus au nord, aux environs de Laigle, il est abondant et supposé spontané.

Le domaine némoral centre-européen, appelé souvent médio-européen, est également complexe. L'auteur accorde une grande importance aux hêtraies, dont *"l'étude a été activement poussée, à la fois sur le plan biocénotique et écologique"*. Les trois grands groupes de hêtraies distingués par les phytosociologues selon les caractères du sol rallient l'unanimité de ceux-ci. Le domaine est divisé en 5 secteurs dont un pour l'arc hercynien qui va des Vosges aux Sudètes et dont les sommets sont couronnés par un étage subalpin restreint.

Les domaines sarmatique puis steppique couvrent une grande partie de la Russie d'Europe. Leurs secteurs sont disposés en bandes zonales, puis incurvées autour de la mer Caspienne, passant d'une forêt mixte boréo-némorale à un semi-désert. Leurs sols se modifient parallèlement : rappelons que ces régions furent le berceau de la Pédologie.

La reconnaissance d'un domaine thermonémoral, déjà proposé par Meusel sous le nom de subméditerranéen, et par l'auteur sous celui de némoral sud, paraît fondée bien que les hautes montagnes qui la fragmentent en compliquent les contours. En fait, la partie occidentale ayant été justement incluse dans le domaine atlantique, elle est réduite ici aux plaines du Pô, pannonique, du bas Danube et de la Bulgarie. La végétation y est assez hétérogène avec cependant deux chênes communs, *Quercus pubescens* et *Q. cerris*.

Le domaine méditerranéen est défini tout d'abord par son climat illustré par quelques diagrammes pluviothermiques et indices d'aridité. La végétation se caractérise par sa richesse et son endémisme importants. Un graphique des relations entre ceintures de végétation planitiaires et étages altitudinaux depuis la Savoie jusqu'au Grand Atlas marocain, que l'on trouve au Chap. 4, éclaires heureusement la. complexité des divisions géobotaniques. Ce chapitre est complété par des études sectorielles, midi méditerranéen français, péninsule italique etc., chacune accompagnée d'une carte.

Le domaine alpin, après les généralités sur le climat, la pédologie, la notion d'étage, la flore, ces dernières faisant l'objet d'un exposé plus approfondi, décrit les principales chaînes parmi lesquelles on trouve le Massif Central dont il a été question plus haut à propos du domaine atlantique, mais dont l'étage subalpin, de surface restreinte et dépourvu d'arbre, et le petit nombre d'espèces arctico-alpines (voir BRAUN-BLANQUET ; "*L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France*") rendent discutable son incorporation au domaine alpin (sur la fig. 13-10, au lieu de "Puys" il faut lire "Monts Dore" et la Margeride est à tort une chaîne volcanique). Comme on pourrait s'y attendre, la chaîne des Alpes est magistralement décrite ainsi que la végétation d'altitude et son écologie.

Vient enfin la description des impacts humains sur la végétation, avec des chapitres consacrés à la forêt et aux cultures, puis un chapitre terminal sur la protection de la nature où l'on relève une confusion avec l'amélioration de la productivité qui ne s'accorde pas souvent avec la protection : ainsi "l'enrésinement des forêts feuillues" appelle de sérieuses réserves.

L'illustration, consistant essentiellement en cartes chorologiques, biogéographiques et climatique, est abondante (147 fig.) et claire. Cet ouvrage est une mise au point devenue nécessaire à la suite des travaux nationaux récents, certains d'accès difficile. Il sera utile aux étudiants et aux chercheurs. Les écologues en particulier y trouveront la description du cadre géographique dans lequel ils entreprennent souvent leurs travaux aux échelles stationnelles.

G. LEMÉE

Source : MNHN

Analyse d'un article soumis pour publication

Review of a submitted paper

● L'introduction situe-t-elle bien la problématique de l'article ? OUI ☐ NON ☐
Does the introduction clearly present the aim of the work ?

● L'exposé des méthodes est-il suffisamment détaillé ? OUI ☐ NON ☐
Are the methods presented with enough details

● Quel est le degré de nouveauté des résultats ? faible/*low* ☐ moyen/*medium* ☐ élevé/*high* ☐
What is the level of novelty of results ?

● La discussion et les conclusions sont-elles convenablement argumentées ? OUI ☐ NON ☐
Are the discussion and conclusions correctly argued ?

● Le titre est-il suffisamment concis ? OUI ☐ NON ☐
Is the title concise enough ?

● Le titre reflète-t-il bien le contenu ? OUI ☐ NON ☐
Does the little clearly reflect the content ?

● Le résumé est-il suffisamment explicite ? Donne-t-il les informations essentielles sur les méthodes, sur les résultats ? OUI ☐ NON
Is the summary sufficiently informative ? Does it give the basic information on methods and results ?

● Les mots-clés sont-ils bien choisis ? OUI ☐ NON ☐
Are the key-words suitable

● Le texte est-il suffisamment concis ? OUI ☐ NON ☐
Is the text concises enough ?

● Les tableaux et figures sont-ils tous utiles ? OUI ☐ NON ☐
Are tables and illustrations all necessary ?

● La bibliographie est-elle judicieusement sélectionnée ? OUI ☐ NON ☐
Is the bibliography judiciously selected ?

● La bibliographie est-elle à jour ? OUI ☐ NON ☐
Is the bibliography up-to-date ?

● Dans le cas d'un article de synthèse, le texte fait-il bien ressortir les acquis et les perspectives dans le domaine présenté ? OUI ☐ NON ☐
In case of a review, does the paper adequately emphasize the knowledge and the expected developments in the prevented field ?

● Les figures sont-elles acceptables pour la reproduction ? OUI ☐ NON ☐
Are illustrations acceptable for a correct reproduction ?

Conclusions

● Article non publiable ☐
The paper cannot be pubished

● Publiable après révision majeure ☐
The paper may be published after major revision

● Publiable après révision mineure ☐
The paper can be published after minor revision

● Publiable en l'état ☐
The paper can be published as it is

Source : MNHN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Ecologie, the journal of the Société Française d'Ecologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts and forum, that is section of opinion exchanges and scientific proceedings.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers could up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence :

- the title
- surname of author(s) and their full name
- full address or different addresses if necessary
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- the title written in the opposite language than the one used for the text
- an abridged version up to 5,000 signs written in the opposite language
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.— Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In*: BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLEMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw (Pict) or Illustrator (EPS) can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Any papers not conformed to journal standards will be returned to authors. Manuscripts are submitted to two reviewers at least. Reviewing is about one month. Authors must answer to the comments of reviewers on a separate sheet. When the paper may be published after major revision, the corrected version is submitted to the reviewer again

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence : Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèse ainsi qu'une tribune libre, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre ;
• Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
• L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
• La traduction en anglais du titre, ou sa traduction en français si l'article est écrit en anglais ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en anglais si l'article est en français et inversement.
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.,* 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ (format Pict) ou Illustrator™ (format EPS) peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à un minimum de deux lecteurs. La durée de l'analyse demandée est fixée à un mois. Il est demandé aux auteurs de répondre explicitement aux commentaires sur feuille séparée. Dans le cas où un lecteur a demandé une révision majeure, la version révisée de l'article lui est soumise pour vérification.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Ecologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1995 à Ecologie Vol. 26 (1) au Vol. 26 (4)

Numéro de Commission Paritaire : 50062

Tous nos tarifs s'entendent en ***francs français, frais de port inclus.***
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	509,30 F	10,70 F	520,00 F
CEE	509,30 F		509,30 F
ETRANGER hors CEE	540,00 F		540,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
CEE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
ETRANGER hors CEE	486,00 F	10,21 F	496,21 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE: remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
CEE	458,37 F		458,37 F
ETRANGER hors CEE	486,00 F		486,00 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.00.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.

IMPORTANT** : Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.

L O U I S - J E A N 05003 GAP cedex

Dépôt légal : 696 — Septembre 1995

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

Source : MNHN

ÉCOLOGIE

— TOME 26 - N° 1 —
Mars 1995

SOMMAIRE

Palka L. & Blandin P. – Editorial **3**

Acot P.– L'écologie a cent ans : hommage à Eugenius Warming **5**

Silan P. & Lepommelet E.– Le biotope des ectoparasites branchiaux : définition de l'espace colonisé et des unités d'échantillonnage **9**

Roche P.– L'analyse spatiale des données écologiques. Théorie et application à la végétation en Provence calcaire **17**

Arnaud M.-T. & Bouchet M.-A.– L'aire écologique du Châtaignier (*Castanea sativa* Mill.) en Cévennes **33**

Béguinot J.– Nouvelle formulation pour les profils écologiques : le profil bi-invariant ... **41**

Broyer J. & Prudhomme J.– Incidence de la fertilisation sur la diversité floristique des prairies de fauche inondables dans le Val de Saône **45**

Analyses d'ouvrages **59**

CONTENTS

Palka L. & Blandin P. – Editorial **3**

Acot P.– Ecology is hundred years hold : hommage to Eugenius Warming **5**

Silan P. & Lepommelet E.– The biotope of gill ectoparasites : Definition of the settled space and of the sampling units **9**

Roche P.– Spatial analysis of ecological data : theory and application to the vegetation in calcareous Provence **17**

Arnaud M.-T. & Bouchet M.-A.– Distribution area of Sweet Chestnut (*Casatanea sativa* Mill.) in the Cévennes **33**

Béguinot J.– A new formulation for ecological series : the "bi-unvarying serie **41**

Broyer J. & Prudhomme J.– The effects of fertilization on the flora of flooded meadows in the Saône Valley **45**

Books reviews **59**

Source : MNHN